

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Редактор Т. С. Молочаева

Рецензент заслуженный работник высшей школы России, профессор, доктор биологических наук А. И. Кузнецов (Уральская государственная академия ветеринарной медицины)

Л 88 Лысов В. Ф., Максимов В. И.
Основы физиологии и этологии животных. — М.: КолосС, 2004. — 248 с., [4] л. ил.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высших учебных заведений).
ISBN 5—9532—0146—Х.

Учебник соответствует программе по физиологии и этологии животных, утвержденной Министерством образования РФ.

В краткой форме изложены основные закономерности деятельности систем организма животных, что позволяет познать механизмы и закономерности осуществления процессов и функций, их регуляции, поведения. Благодаря краткости и раскрытию всех тем курса физиологии и этологии животных учебник удобен при подготовке к экзамену.

Для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния», а также может быть использован слушателями ФПК — преподавателями высших учебных заведений.

УДК 619:612 (075.8)
ББК 45.2я73

ISBN 5—9532—0146—Х

© Издательство «КолосС», 2004

Глава I ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ

ПРЕДМЕТ, ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Физиология животных — один из важнейших разделов биологии и как наука представляет собой систему достоверных знаний о процессах жизнедеятельности и функциях организма, поведении животных. Предметом, или объектом, изучения физиологии животных является макроорганизм животного.

Физиология изучает физиологические процессы и функции живого организма на уровне клеток, тканей, органов и организма в целом, в их взаимосвязи между собой и с учетом влияний условий окружающей среды, технологии содержания, а также поведенческие реакции животных.

Цель физиологии заключается в глубоком познании механизмов и закономерностей осуществления процессов и функций, их регуляции.

Физиология служит теоретической основой ветеринарии и зоотехнии, знания ее необходимы для практической деятельности ветеринарному врачу и зооинженеру в качестве основы для решения вопросов, связанных с эффективной профилактикой, диагностикой и терапией, организацией разумного содержания, эффективного использования животных, повышения их продуктивности. Они необходимы смежным специальностям: товароведу, эксперту по сырью животного происхождения при оценке качества сырья и товаров животного происхождения, технологу по переработке продукции животноводства при определении путей и способов улучшения технологий.

Задачи физиологии весьма многообразны и определяются, исходя из конечной цели:

познание частных и общих механизмов и закономерностей деятельности клеток, тканей, органов и целостного организма, механизмов нейрогуморальной регуляции физиологических процессов и функций у млекопитающих и птиц, качественного своеобразия физиологических процессов у продуктивных животных, поведенческих реакций и механизмов их формирования, роли отдельных факторов в обеспечении структурно-физиологической организации организма, его органов, в определении качества продукции, сырья;

приобретение навыков исследования физиологических констант функций и умения использования знаний физиологии в профессиональной деятельности.

ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ ФИЗИОЛОГИИ

Физиология развивалась в разных направлениях, которые приобрели самостоятельное значение:

1. Общая физиология изучает физиологические процессы, свойственные всем живым существам. В общей физиологии можно выделить: физиологию клетки, физиологию возбудимых тканей.

2. Эволюционная физиология изучает естественную историю возникновения и преобразования процессов и функций организма в процессе эволюции мира животных.

3. Экологическая физиология изучает приспособительные изменения процессов и функций в связи с условиями жизни.

4. Сравнительная физиология изучает особенности физиологических процессов и функций в сравнительном аспекте у животных разных видов: свиней, лошадей, крупного рогатого скота, овец, коз, кроликов, норок и др.

5. Частная физиология систем организма изучает особенности и закономерности физиологических процессов и функций отдельных его систем: нервной, сенсорной, эндокринной, крови, кровообращения, дыхания и др.

6. Возрастная физиология изучает особенности и становление физиологических процессов и функций у животных в различные периоды индивидуального развития (онтогенеза). Она включает в себя физиологию молодняка животных.

7. Отраслевая физиология изучает особенности физиологических процессов и функций, связанных с той или иной продуктивностью животных: физиология лактации, откорма и т.д.

СВЯЗЬ ФИЗИОЛОГИИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Физиология тесно связана с рядом биологических наук, особенно с физикой и химией, используя их законы и методы, так как физические и химические процессы лежат в основе процессов и функций организма. Широкое применение в физиологии получили методы кибернетического моделирования. Эволюционная теория помогает понять закономерности развития функций организма. Знания экологии физиология использует при изучении приспособительных изменений функций к определенным условиям жизни.

Физиология опирается на данные анатомии, гистологии и цитологии, биохимии, так как все процессы жизнедеятельности протекают в определенных структурах организма и в основе их лежат биохимические процессы.

В свою очередь физиология является теоретической основой для всех специальных врачебных и зоотехнических дисциплин:

фармакологии, диагностики, терапии, акушерства, хирургии, разведения, кормления, животноводства, зоогигиены и др.

Знания физиологии — необходимая база для формирования врачебного и зоотехнического мышлений.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ

История науки — система знаний о потребностях, путях и способах познания и формирования представлений о процессах и функциях организма животных, необходимых для дальнейшего эффективного их изучения в будущем.

Физиология как наука возникла в XVII столетии. Она берет начало с замечательной работы английского врача, анатома и физиолога Вильяма Гарвея «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628). В. Гарвей впервые путем эксперимента доказал наличие большого и малого кругов кровообращения и что сердце обеспечивает кровообращение. Эта работа послужила мощным стимулом для последующих исследований процессов и функций организма.

В дальнейшем в развитии физиологии следует выделить три этапа:

накопление фактических данных о сущности и закономерностях отдельных процессов жизнедеятельности организма, его тканей, органов и систем;

обобщение частных сведений о процессах жизнедеятельности в определенные представления о функциях организма;

современный период целенаправленного изучения процессов и функций исходя из потребностей и на основе оформленных теорий, принципов деятельности организма.

Первый этап. Характеризуется накоплением фактов о проявлении жизнедеятельности организма. Он охватывает период XVII—XVIII вв. Вслед за В. Гарвеем, после того как был изобретен микроскоп, А. Левенгук и М. Мальпигий обнаружили и доказали наличие капилляров. Французский ученый-философ Рене Декарт отметил проявление рефлекса (термин «рефлекс» ввел в XVIII в. чех Г. Прохаска). Значительную роль сыграло открытие М. В. Ломоносовым закона сохранения веществ, который сформулирован им в 1748 г. как «закон сохранения веществ и движения». В эти два столетия сложились первые поверхностные представления о дыхании, химизме пищеварения, затратах энергии, биоэлектрических явлениях в организме.

Второй этап. Связан с обобщением отдельных фактов, общих явлений, принципов, формированием теорий деятельности органов и систем организма. Этот этап абстрактно-теоретического познания существа деятельности организма приходится на XIX столетие. Данный период в развитии физиологии отмечен успеха-

ми в органической химии (Ф. Веллер синтезировал мочевины) и биохимии, установлением закона сохранения энергии (В. Майер, Д. П. Джоуль и Г. Гельмгольц развили закон сохранения веществ М. В. Ломоносова); в гистологии открытием клетки (Т. Шванн), в физиологии созданием рефлекторной теории нервной деятельности (И. М. Сеченов) и теории развития органического мира (Ж.-Б. Ламарк и Ч. Дарвин). Благодаря абстрактно-теоретическому познанию существа деятельности организма сформировались и получили развитие учения о клетке, кровообращении, крови, дыхании, пищеварении; разработан целый ряд методик физиологических исследований функций органов — широкую известность получили фистульные методики И. П. Павлова для изучения деятельности органов пищеварения; создана рефлекторная теория нервной деятельности.

Особая заслуга в формировании и развитии физиологии принадлежит И. М. Сеченову (1829—1905), который впервые определил наличие процессов торможения в центральной нервной системе и на основании этого создал учение о рефлекторной деятельности организма. Его труд «Рефлексы головного мозга» получил всеобщее признание и стал основой формирования учения об организме как едином целом, учения о нервизме. Учение И. М. Сеченова успешно развил И. П. Павлов (1849—1936), создавший современное учение о физиологии пищеварения, кровообращения, внедрил в физиологию фистульный метод, а также учение о трофической роли нервной системы.

Третий этап. Активно поисковый; приходится на XX в. и настоящее время. Путем абстрактно-теоретического осмысления полученных экспериментальных данных ученые-физиологи формируют новые представления о принципах деятельности органов и организма, ставят новые задачи и открывают новые, более глубокие закономерности жизнедеятельности организма. Эти открытия находят применение в практике. В этот период И. П. Павлов сформировал учение о высшей нервной деятельности, П. К. Анохин — учение о функциональных системах. Создано направление, которое называется микрофизиология, учение о физиологии желез внутренней секреции, современное представление об обмене веществ, учения о медиаторах и витаминах.

В этот период интенсивно развивалась и развивается физиология сельскохозяйственных животных. Большой вклад в ее развитие внесли ученые России, Германии, Франции и Италии. Признанный вклад в развитие физиологии сельскохозяйственных животных внесли следующие ученые:

А. В. Леонтович — в определение особенностей пищеварения у птиц, иннервацию внутренних органов и эндокринных желез, секреторную и моторную деятельность вымени. Автор первого русского учебника по физиологии домашних животных (1916), трижды переизданого; К. Р. Виктор — в современное учение о де-

ятельности нервной системы, пищеварении у птиц, дыхании, о гуморальных связях в организме. Автор первого в России основательного учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; претерпел 5 изданий; Г. И. Азимов — в физиологию лактации. Автор учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; Д. Я. Криницин — в физиологию пищеварения у жвачных. Автор учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; Н. Ф. Попов — в физиологию пищеварения у разных видов сельскохозяйственных животных. Автор учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; Г. В. Паршутин — в физиологию высшей нервной деятельности у сельскохозяйственных животных. Автор учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; А. Н. Голиков — в физиологию нервной системы, адаптации у сельскохозяйственных животных. Автор учебника по физиологии сельскохозяйственных животных; В. И. Георгиевский — в физиологию минерального и витаминного обмена, пищеварения. Автор учебника по физиологии животных.

Большую роль сыграли в формировании современного представления о физиологии пищеварения у жвачных работы Н. В. Курилова, А. П. Кротковой, Д. К. Куимова, Т. Е. Костиной, Е. Н. Павловского, П. Т. Тихонова, А. Я. Рябикова, Дедашева и др.; у лошадей — П. С. Ионова, В. И. Кузнецова, Н. В. Курилова, Ф. А. Мещерякова, Т. П. Протасеня, Г. В. Федотова и др.; у свиней — А. В. Квасницкого, А. Д. Синешкова, Е. З. Ткачева и др.; у птиц — В. И. Георгиевского, А. А. Кудрявцева, Ц. Ж. Батоева, Г. Ф. Лаврентьевой, А. Ч. Ли, В. В. Ли, И. У. Полякова, Н. Н. Царикова, Н. П. Федоровского и др.; обмена веществ и энергии — А. А. Алиева, Н. Т. Григорьева, А. Н. Кошарова, Н. А. Шманенкова, М. Ш. Кафарова, В. М. Мартюшова, А. П. Костина, Е. А. Надальняк, А. Ф. Солдатенкова, А. М. Емельянова, С. В. Стояновского, К. Г. Сухомлина и др.; физиологии почек — В. Ф. Лысова, А. И. Кузнецова и др.; крови, кровообращения и дыхания — Н. У. Базановой, Л. Г. Карташовой, В. Н. Никитина, А. Л. Скворцовой, И. И. Хренова, М. П. Рощевского и др.; лактации — И. А. Барышникова, И. И. Грачева, М. Т. Закс, Э. П. Кокориной, Г. Б. Тверского, Ю. Н. Шамберева и др.; высшей нервной деятельности — И. А. Барышникова, В. В. Науменко, Е. Н. Павловского, Г. В. Паршутина, Т. В. Ипполитовой и др.; физиологических особенностей молодняка — В. Ф. Лысова, В. И. Максимова и др.

Проблемы физиологии сельскохозяйственных животных успешно разрабатывают во Всероссийском научно-исследовательском институте физиологии, биохимии и питания животных РАСХН (Боровск) — Б. Д. Кальницким решен ряд крупных проблем минерального обмена, В. П. Радченковым — физиологии эндокринных желез, А. А. Алиевым — физиологии липидного обме-

на, институте животноводства РАСХН (Дубровицы), отраслевых институтах по животноводству, на кафедрах физиологии сельскохозяйственных и ветеринарных вузов.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ФИЗИОЛОГИИ

Для познания физиологических процессов и функций живого организма в физиологии приняты два метода: наблюдения и эксперимента.

Метод наблюдения. Сущность этого метода сводится к оценке проявления того или иного физиологического процесса, той или иной функции органа, ткани в естественных условиях. Метод позволяет определить, как проявляется процесс или функция органа, ткани (например, деятельность слюнной железы проявляется в выделении слюны в таком-то объеме, которая имеет такое-то свойство). Однако этот метод не дает ответа, почему осуществляется тот или иной физиологический процесс или функция.

Метод наблюдения предусматривает использование простых и сложных приборов, вспомогательных операций (наложение фистул на исследуемый орган, вживление электродов и др.).

Метод эксперимента (или опыта). Сущность метода сводится к определению роли факторов, обеспечивающих деятельность тканей, органов, организма путем направленного устранения или усиления действия того или иного условия (фактора) их жизнедеятельности. В конечном итоге делают заключение, почему осуществляется данный физиологический процесс или функция.

Метод эксперимента, как и метод наблюдения, предусматривает использование простой и сложной современной аппаратуры и приборов, входящих в системы: 1) предназначенные для воздействия на объект; 2) для регистрации различных проявлений жизнедеятельности, а также вспомогательных приемов — изоляция нерва, вживление электродов, наложение фистул и др.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ОРГАНИЗМА ЖИВОТНЫХ

Организм. Это открытая, самостоятельно существующая, саморегулирующаяся единица органического мира, которая отвечает реакцией как единое целое на изменение условий окружающей среды. Организм определенным образом организован. Различают системный, органнй, тканевой, клеточный и субклеточный уровни организации организма. Физиология изучает организм на всех уровнях его организации.

Орган. Объединение различных тканей, которые структурно и функционально специализированы выполнять определенного

вида деятельность (например, почки — орган выделения конечных продуктов обмена, поддержания кислотно-щелочного равновесия и др.). Органы состоят из тканей.

Ткань. Система специфически дифференцированных клеток, а также неклеточных структур, объединенных на основе общности строения, происхождения и деятельности (например, мышечная ткань осуществляет сократительную деятельность). Органы организма объединены в системы.

Система. Объединение органов, участвующих в выполнении сложной общей деятельности (например, система, обеспечивающая кровообращение).

Клетка. Сложное образование, структурно-физиологическая единица тканей, органов и организма в целом. Клетка состоит из плазматической мембраны, цитоплазмы и ядра. Плазматическая мембрана состоит из двух слоев: фосфолипидов и белков. Цитоплазма содержит в себе следующие компоненты: эндоплазматическую сеть, рибосомы, пероксисомы, пластинчатый комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии, клеточный центр и включения — пиноцитозные гранулы, секреторные гранулы. Роль скелета клетки играют цитоплазматические микротрубочки. Ядро состоит из ядерной оболочки, кариоплазмы, ядрышка.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ

Физиологический процесс — проявление жизнедеятельности клеток, органов, тканей, систем в виде физических и химических процессов.

Физиологическая функция — проявление жизнедеятельности ткани, органа, организма, обеспечивающее приспособление к меняющимся условиям внутренней и внешней среды.

Среда, окружающая организм и необходимая для его жизнедеятельности, носит название **внешней среды** для данного организма. Она включает в себя большое количество факторов. Клетки, ткани и органы организма функционируют в относительно постоянных условиях, которые создаются в организме кровью, тканевой жидкостью, лимфой. Среда (кровь, тканевая жидкость и лимфа), в которой функционируют клетки, ткани и органы организма, называется **внутренней средой** для данного организма.

Постоянство состава и физико-химических свойств внутренней среды организма, которые обеспечиваются деятельностью всех органов и систем организма, называется **гомеостазом**.

Регуляция физиологических процессов — приспособление процессов жизнедеятельности организма к меняющимся условиям среды, которые складываются на данный момент. Регуляция осуществляется тканевыми, органными и центральными механизмами.

ми; местная регуляция осуществляется тканевыми и органами механизмами.

Центральная нервная система через периферические нервы осуществляет нервную регуляцию по принципу рефлекса (И. П. Павлов). Рефлекторная регуляция структурной организации и деятельности органов с участием гормонов желез внутренней секреции называется **нервно-гуморальной регуляцией**. Академик П. К. Анохин создал учение о функциональных системах как принципе деятельности организма.

Рефлекс — закономерная ответная реакция тканей, органов, организма в целом на действие раздражителя на рецепторы, осуществляемая с участием центральной нервной системы.

Функциональная система — широкое объединение различно локализованных структур и процессов в целях обеспечения той или иной конкретной приспособительной реакции.

Органы и организм осуществляют свою деятельность по принципу рефлекса и функциональных систем. Организм представляет собой объединение функциональных систем.

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ КЛЕТКИ

Животная клетка — структурно-физиологическая единица тканей, органов, организма в целом. Деятельность клетки определяет деятельность ткани, органа и организма в целом (цв. рис. I).

К л е т к а — элементарная живая система, которая состоит из двух основных частей: ядерного аппарата и цитоплазмы, которые отделены оболочками друг от друга и внешней среды. Оболочка ядра называется **ядерной оболочкой**, а цитоплазмы — **плазмолеммой**.

Животные клетки, в зависимости от их специализации, имеют свое название: эпителиальные, соединительнотканые, мышечные, нервные, костные, жировые, клетки крови — эритроциты, лейкоциты, тромбоциты и др.

РОЛЬ СТРУКТУР КЛЕТКИ

Плазматическая мембрана (плазмолемма). Образует поверхность клетки (состоит из двух слоев фосфолипидов и белков). Участвует в обмене веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивает взаимодействие между соседними клетками. (цв. рис. II). Связь между клетками осуществляется за счет складок, слияния мембран, промежуточных контактов. Свободная поверхность клетки покрыта микроворсинками; основание — базальная мембрана — образует микротрубочки, микрофибриллы. Плазматическая мембрана состоит из двойного слоя липидных молекул. С липидным бислоем ассоциируют белки: пронизывают бислой на-

сквозь и не пронизывают транспортные белки. Транспортные белки формируют в липидном слое сквозные проходы. Часть белков связана на поверхности с остатками сахаров (полисахариды) — гликокаликс.

Мембрана избирательно проницаема и создает специфику химического состава цитоплазмы. Плазмолемма воспринимает действия раздражителей за счет специальных рецепторных белков. Через мембрану происходит обмен веществ между клеткой и окружающей средой за счет специальных белков-ферментов мембраны, называемых **переносчики**. В плазматической мембране фиксирована аденилатциклаза. Белки-рецепторы, воспринимая действие на клетку нервных импульсов и гормонов, обеспечивают запуск внутриклеточных процессов, активируют аденилатциклазу, которая преобразует АТФ в циклический АМФ (цАМФ), что вызывает активацию всех клеточных ферментов.

Цитоплазма. Представляет собой сложную коллоидную систему, образованную белками, нуклеиновыми кислотами, липидами, углеводами, неорганическими соединениями и биологически активными веществами. Она состоит из гиалоплазмы и структурных элементов.

Гиалоплазма — это основное вещество (матрикс) цитоплазмы; имеет вид однородного стекловидного вещества. Гиалоплазма является внутренней средой клетки, в которой и осуществляются все процессы обмена и поддерживается клеточный гомеостаз.

Структурные элементы (органеллы) — это митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы, комплекс Гольджи, лизосомы, клеточный центр, пероксисомы и др.

Митохондрии, или энергетические центры клетки, имеют вид небольших палочек или гранул; состоят из двухслойной оболочки, внутренний слой которой образует складки (кристы). Митохондрии — самовоспроизводящие структуры с собственной ДНК и рибосомной белоксинтезирующей системой. В митохондриях осуществляются процессы окисления и накопления энергии, т. е. они служат «энергостанцией» клетки, обеспечивая ее энергией.

Эндоплазматическая сеть, или ретикулум, представляет собой систему внутриклеточных канальцев, вакуолей и цистерн, ограниченных цитоплазматическими мембранами. Благодаря такому разделению внутреннего пространства возможно одновременное осуществление различных процессов в разных зонах клетки — в каждой зоне эндоплазматической сети происходят обменные процессы. Эндоплазматическая сеть обеспечивает транспорт веществ в клетке.

Рибосомы представляют собой гранулы, содержащие почти равные количества белка и РНК. Рибосомы — это место синтеза клеточных белков. Наиболее активно синтез клеточных белков осу-

ществляют рибосомы, связанные с мембранами эндоплазматической сети.

Комплекс Гольджи образован отдельными сферическими, папочковидными тельцами, на которых синтезируются полисахариды, липопротеиды, гликопротеиды, накапливающиеся в гранулах секрета. В комплексе Гольджи формируются лизосомы.

Лизосомы — небольшие тельца, ограниченные однослойной мембраной, которые содержат ферменты гидролазы (более 20). С лизосомами связаны процессы внутриклеточного пищеварения и защитные реакции клетки.

Клеточный центр состоит из центриолей, которые имеют форму цилиндра. Клеточный центр участвует во всех клеточных процессах: делении клетки, образовании цитоскелета.

Цитоплазматические микротрубочки служат для транспорта веществ внутри и из клетки.

Пероксисомы образуются в гладком эндоплазматическом ретикулеуме, являются местом утилизации кислорода в клетке для катаболических реакций. Они производят пероксид водорода, который либо используют, либо разрушают каталазой. В них окисляются жирные кислоты, алкоголь.

Ядро. Важнейшая структура, в которой сосредоточена основная масса ДНК, являющаяся носителем генетической информации. Ядро находится в тесной взаимосвязи с цитоплазмой, со всеми органеллами клетки и, прежде всего, с рибосомами. Оно состоит из ядерной оболочки, кариоплазмы, ядрышка.

Ядерная оболочка образована двумя липопротеидными мембранами, между которыми есть пространство, сообщаемое с канальцами эндоплазматической сети. В оболочке есть поры, через которые в ядро проникают РНК, гистоны, протамины, рибонуклеазы и др.

Кариоплазма — полужидкое основное вещество ядра; выглядит однородной. Основная часть кариоплазмы — это хроматин, в котором находятся хромосомные нити. Каждая хромосомная нить — это цепь нуклеосом.

Ядрышко состоит из трех компонентов: фибрилл, гранул и аморфного матрикса; обеспечивает образование рибосом. В целом ядро выполняет генетическую и метаболическую роли, обеспечивая специфику клетки.

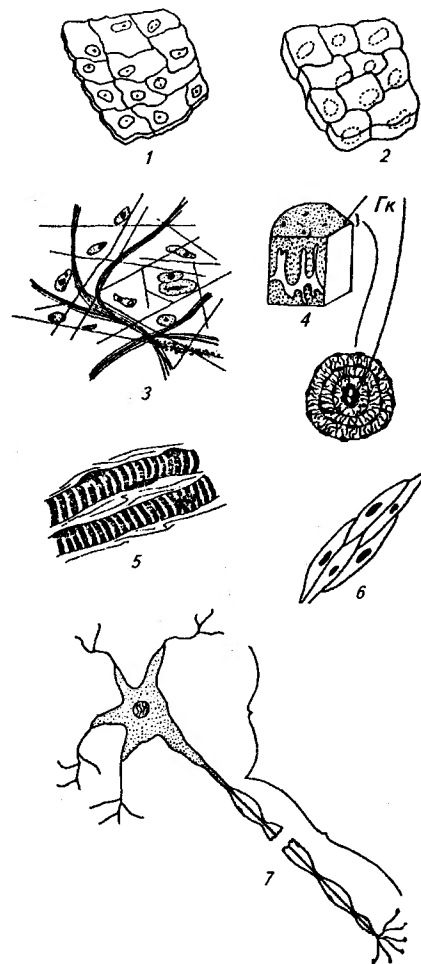
ТКАНИ ОРГАНИЗМА И ИХ СВОЙСТВА

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О ТКАНЯХ

В организме человека и животных различают четыре основные группы тканей — эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Специализация тканей обусловлена их строением, происхождением и деятельностью (рис. 1).

Рис. 1. Типы некоторых клеток тканей организма:

1 — плоский эпителий кожи; 2 — железистый эпителий; 3 — рыхлая неоформленная соединительная ткань (фибробласты, гистиоциты); 4 — костная соединительная ткань: полость гаверсова канала (Гк) заполнена остеобластами, остеокластами, остеоцитами; 5 — скелетная мышечная ткань; 6 — гладкая мышечная ткань; 7 — нервная ткань



Эпителиальная ткань (эпителий). Образована клетками (эпителиальными), которые плотно прилегают друг к другу, создавая непрерывный пласт. Между эпителиальными клетками имеются незначительные пространства, заполненные небольшим количеством межклеточного вещества. Они расположены на базальной мембране, состоящей из коллагеновых волокон, под которой лежит соединительная ткань, обеспечивающая их питание. Кровеносных сосудов в эпителии нет.

Различают следующие виды эпителиальной ткани:

плоский эпителий кожи, ротовой полости, пищевода, альвеол легких, капсул нефронов почек выполняет покровную и защитную роли;

железистый эпителий пищеварительных желез, желез внутренней секреции, желез кожи осуществляет секреторную деятельность, т. е. образование пищеварительных соков, пота, гормонов;

ресничный, или мерцательный, эпителий выстилает дыхательные пути. Его роль — защитная, реснички задерживают и удаляют инородные частицы из вдыхаемого воздуха.

Соединительная ткань. Состоит из соединительнотканых клеток — фибробластов, фиброцитов, макрофагов, тучных клеток, плазматических клеток, жировых клеток и др., которые обычно не прилегают друг к другу; пространства между ними заполнены межклеточным веществом, основное вещество которого — коллагеновые и эластические волокна.

Различают следующие виды соединительной ткани:

плотная соединительная ткань образует собственно кожу, сухожилия, связки, оболочки кровеносных сосудов, роговицу глаза. Ее роли — покровная, защитная, двигательная;

рыхлая соединительная ткань образует подкожную жировую клетчатку, околосердечную сумку, связки. Ее роли — соединять кожу с мышцами, удерживать органы в определенном положении в организме, заполнять промежутки между органами, осуществлять терморегуляцию тела;

хрящевая соединительная ткань образует межпозвоночные диски, хрящи гортани, трахеи, ушных раковин, поверхность суставов. Ее роли — сглаживание трущихся поверхностей костей, защита от деформации дыхательных путей, ушных раковин;

костная соединительная ткань образует кости скелета. Ее роли — опорная, двигательная, защитная;

кровь — жидкая соединительная ткань, находится в кровеносной системе организма; основной компонент внутренней среды. Ее роль — транспорт кислорода и диоксида углерода, питательных веществ и продуктов обмена веществ, гормонов.

Мышечная ткань. Состоит из сильно вытянутых мышечных клеток (рис. 2).

Различают несколько видов мышечной ткани:

скелетная поперечнополосатая мышечная ткань образует ске-

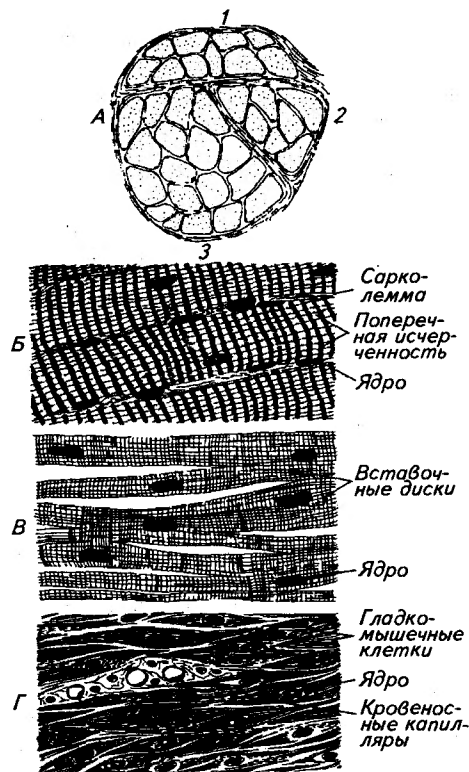


Рис. 2. Мышечная ткань:

А — поперечное сечение скелетной мышцы; 1, 2, 3 — мышечные пучки, состоящие из волокон и соединительнотканые прослойки между волокнами и пучками;

Б — продольное сечение скелетной мышцы; видны отдельные волокна, сарколемма и поперечная исчерченность (темные и светлые полосы); В — сердечная мышца; видны поперечная исчерченность и области соединения волокон (вставочные диски); Г — гладкая мышца; видны отдельные клетки без поперечной исчерченности

летные мышцы. Ее роль — сократительная, депонирование питательных веществ, теплообразующая;

сердечная поперечно-полосатая мышечная ткань образует мышцу сердца. Ее роль — сократительная, обеспечивающая сократительную деятельность сердца. Гладкая мышечная ткань образует мышечную стенку пищеварительного тракта и кровеносных сосудов, мышцы кожи. Ее роли — сократительная, обеспечивающая сократительную деятельность внутренних полых органов, кровеносных сосудов; поднятие волос на коже.

Нервная ткань. Состоит из нервных клеток (нейроны) и клеток нейроглии: макроглии (астроциты, олигодендроглиоциты, эпендимоциты) и микроглии (глиальные макрофаги).

Нервные клетки разнообразны по величине и форме: овальные, треугольные, многоугольные, пирамидные, веретенообразные, звездчатые и др. Каждый нейрон имеет тело и отростки (дендрит и аксон). По количеству отростков различают униполярные нейроны (только один отросток — аксон), биполярные (два отростка — дендрит и аксон) и мультиполярные (несколько дендритов и один аксон). Нейроны содержат все компоненты животной клетки; имеются специфические образования в цитоплазме: тигроидное вещество (гранулярная эндоплазматическая сеть, активно синтезирующая белок) и нейрофибриллы (тонкие нити, отражающие определенную линейную ориентацию белковых молекул в цитоплазме).

Клетки нейроглии обеспечивают опорную и трофическую роль по отношению к нейронам.

Нервная ткань образует нервную систему: головной и спинной мозг (центральная нервная система), периферические нервные узлы и нервы (периферическая нервная система).

Роль нервной ткани заключается в обеспечении передачи возбуждения от рецепторов в центральную нервную систему, анализа и синтеза полученной информации, рождения собственной информации, передачи ее к рабочим органам.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА ТКАНЕЙ

Всем тканям в организме присущи определенные свойства, из которых следует выделить общие для всех.

Раздражимость — это свойство всех живых структур реагировать на изменение условий внешней и внутренней среды обратимыми изменениями своих структур, обмена веществ и энергии, физических и химических явлений.

Ответная реакция всех живых тканей на действие раздражителя, сопровождающаяся обратимыми изменениями структуры,

физических и химических явлений называется биологической реакцией.

Большая или меньшая скорость тех элементарных (ответных) реакций, которыми сопровождается деятельность ткани или органа на частые воздействия раздражителя, называется *лабильностью* (функциональной подвижностью). Показателем (или мерой) лабильности является наибольшее (максимальное) число ответных реакций, которое ткань или орган способны воспроизвести в секунду при частых их раздражениях. Чем больше это число, тем выше лабильность. Наибольшей лабильностью обладает нервная ткань — способна воспроизвести ритм раздражений, равный 1000 импульсов в секунду. Лабильность бывает низкой и высокой, соответственно и ткани — низко- и высоколабильные.

Глава II

ВОЗБУДИМЫЕ ТКАНИ. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Особое место в физиологии отводится возбудимым тканям. Не все ткани в организме способны одинаково быстро отвечать на действия раздражителей. Только некоторые из них в процессе эволюции выработали это свойство — быстрый ответ на действие раздражителя.

Под **раздражителем** понимают любое изменение условий внешней и внутренней среды, если оно возникает внезапно, имеет достаточную силу, удерживается определенное время, вызывает обратимые изменения структуры и деятельности живых тканей и клеток. Процесс воздействия раздражителя на живые структуры называется *раздражением*.

Различают три группы раздражителей: физические (термические, механические, электрические, световые, звуковые), физико-химические (изменение осмотического давления, реакция среды, электролитный состав) и химические (вещества пищи, гормоны, продукты обмена, яды, лекарственные вещества, кислоты, щелочи). Особо выделяют как раздражитель *нервный импульс*.

По физиологическому значению все раздражители подразделяют на адекватные и неадекватные. **Адекватные** — это раздражители, которые действуют на организм и его структуры в естественных условиях, и структуры организма приспособлены к восприятию этого раздражителя (например, свет адекватен для структур глаза). **Неадекватные** — это раздражители, которые в естественных условиях не действуют на организм, и структуры

организма не приспособлены к их восприятию. Поэтому такие раздражители чаще всего вызывают нарушение функции организма.

Ткани и клетки организма, специально приспособленные к осуществлению быстрых ответных реакций на действие раздражителя, называются *возбудимыми тканями*. К ним относятся нервная, железистая и мышечная ткани.

Возбудимые ткани обладают рядом специфических свойств: возбудимостью и проводимостью.

Возбудимость — способность возбудимой ткани отвечать изменением структуры и деятельности на действие раздражителя, т.е. отвечать особой биологической реакцией, называемой *возбуждением*.

Возбуждение — ответная реакция возбудимой ткани на действие возбудителя (раздражителя), проявляющаяся в совокупности физических, физико-химических, химических, метаболических процессов и изменений деятельности. Возбуждение — волнообразный процесс, который проявляется в разных возбудимых тканях специфическим образом: в мышечной — сокращением, в железистой — образованием и выделением секрета, в нервной — возникновением и проведением нервного импульса.

Развитие возбуждения сопровождается кратковременным (в нервном волокне 0,5 мс) исчезновением возбудимости (**абсолютная рефрактерность**). Затем она быстро (4 мс) восстанавливается (**относительная рефрактерность**).

Обязательным и общим признаком возбуждения возбудимых тканей является возникновение биологического тока действия, т.е. биоэлектрических явлений.

Проводимость — это свойство возбудимой ткани активно проводить волну возбуждения. Например, двигательный нерв кошки проводит возбуждение со скоростью 1200 см/с.

ЗАКОНЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Ткани и органы организма реагируют на действие раздражителя по определенным законам раздражения.

Первый закон (закон силы). Ткань отвечает на действие раздражителя только в том случае, если раздражитель имеет определенную силу. Минимальная сила раздражителя, способная вызвать возбуждение ткани, называется *пороговой силой раздражителя*; сила ниже пороговой называется *подпороговой*, а выше — *сверхпороговой*. Если в качестве раздражителя используется электрический ток, то минимальная сила электрического тока, способная вызвать возбуждение ткани, называется *реобазой*.

Исходя из этого закона, для перехода возбудимой ткани из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила

действующего раздражителя достигла пороговой (критической) величины. Чем возбудимее ткань, тем меньше для нее пороговая сила возбудителя и, следовательно, более слабый раздражитель может вызвать возбуждение. Например, возбудимость мышцы ниже, чем нерва.

Второй закон (закон времени). Ткань отвечает на действие раздражителя пороговой силы и выше только в том случае, если раздражитель действует определенное время. Оно для различных тканей неодинаково. Наименьшее время действия раздражителя пороговой силы, необходимое для того, чтобы вызвать возбуждение, называется *полезным временем*. Это очень малая величина, непостоянная и трудно определяемая. Она изменяется в связи с естественными изменениями возбудимости ткани под действием целого ряда факторов. В связи с этим для оценки возбудимости ткани было предложено определять хронаксию. *Хронаксия* — это наименьшее время, необходимое для развития ответной реакции ткани, при условии, когда на нее действует раздражитель (электрический ток), равный удвоенной реобазе; измеряется в миллисекундах (мс).

Полезное время и хронаксия являются мерой возбудимости ткани; чем они меньше, тем выше возбудимость ткани, и наоборот. Измерение хронаксии мышц, нервов, железистой ткани широко используют для оценки их функционального состояния. Для этих целей предназначен прибор хронаксиметр.

Третий закон (закон крутизны нарастания силы раздражителя). Условием раздражения является нарастание силы с достаточной быстротой, которая характеризуется его крутизной; чем быстрее скорость нарастания силы раздражителя, тем ниже величина пороговой силы, и наоборот. При малой скорости нарастания силы раздражителя, раздражитель может не вызвать ответной реакции ткани. Это связано со свойством ткани приспособляться к раздражителю. Изменение состояния тканей, препятствующее развитию возбуждения при длительном действии раздражителя одной силы, называется *аккомодацией* или *приспособлением*. Показателем аккомодации является минимальная скорость нарастания силы раздражителя, при которой раздражающий стимул еще способен вызвать ответную реакцию ткани.

Четвертый закон (полярный закон действия раздражителя, или закон действия постоянного тока). При действии постоянного тока на ткань возбуждение возникает только на катоде или аноде, т. е. в момент замыкания цепи постоянного тока возбуждение возникает всегда только под катодом, а в момент размыкания — только под анодом.

Пятый закон (все или ничего). Структурно-функциональные единицы тканей (клетки, нервные волокна и др.) отвечают на действие возбудителей по закону «все или ничего». Сущность закона состоит в том, что на раздражитель подпороговой

силы они не отвечают возбуждением, а на раздражитель пороговой силы отвечают максимальной силой возбуждением. Это универсальный закон, но он не всегда четко проявляется в обычных условиях, потому что ткани состоят из отдельных структурно-функциональных элементов, обладающих разной возбудимостью.

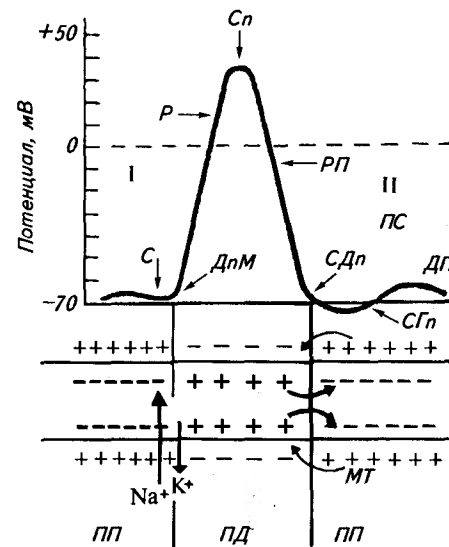
БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Живая клетка в результате обмена веществ и осуществления своей специфической деятельности непрерывно генерирует электрические потенциалы — биологический ток. По условиям возникновения в живых тканях различают потенциал покоя и потенциал возбуждения, или биологический ток покоя и биологический ток действия.

Между протоплазмой клетки и окружающей клетку средой в живых возбудимых клетках тканей существует ионное неравновесие. В состоянии физиологического покоя внутри клеток больше ионов калия (в 30—50 раз), чем снаружи, а снаружи больше ионов натрия (в 10—20 раз), чем внутри. Такое ионное неравновесие обеспечивает положительный заряд наружной поверхности и отрицательный заряд внутренней поверхности мембраны клетки, так как большая концентрация ионов натрия (Na^+) обеспечивает положительный заряд, а большая концентрация ионов калия (K^+) — отрицательный заряд. Если электроды соединить с гальванометром и наложить один электрод на поверхность клет-

Рис. 3. Нарушение деятельности натрий-калиевой помпы, изменение проницаемости мембраны, обуславливающее входение ионов Na^+ внутрь клетки, и деполяризация, потенциал действия:

ПП — потенциал покоя; ПД — потенциал действия; I — восходящая и II — нисходящая кривая ПД; МТ — местные токи (показаны стрелками). Прямые стрелки указывают направление пассивного движения ионов Na^+ и K^+ по градиенту концентрации; С — стимул (раздражитель); ДпМ — деполяризация мембраны; Р — реверсия или овершут (перезарядка мембраны); Сп — спайк (пик ПД); РП — реполяризация; ПС — потенциалы следовые; СДп — следовая деполяризация; СГп — следовая гиперполяризация; ДП — деполяризующий потенциал



ки, а другой ввести внутрь ее, то обнаружится разность потенциалов (биологический ток), равная 15...90 милдивольт (мВ). Ток, регистрируемый в возбудимых тканях в состоянии покоя, называется *биологическим током покоя*, или *потенциалом покоя*.

При действии раздражителя на ткань происходит колебание потенциала покоя, а возникающий в этих условиях ток называется *током действия*, или *потенциалом действия* (рис. 3). Причиной его возникновения является изменение ионной проницаемости мембраны в участке, на который действует раздражитель: увеличивается поступление ионов натрия во внутрь, а ионов калия — наружу клетки. Это ведет к тому, что поверхность мембраны клетки на месте раздражения становится электроотрицательной, создается разность потенциалов между соседними участками поверхности мембраны клетки, возникает биологический ток, который бежит по мембране клетки. Это и есть *биологический ток действия*, или *потенциал действия*.

Восстановление ионного неравновесия в клетках тканей обеспечивает специальная система, которая называется *калий-натриевый насос*. Он представлен специальными переносчиками ионов калия и натрия, которые транспортируют ионы калия внутрь клеток, а ионы натрия из клетки во внешнюю среду и восстанавливают ионное неравновесие в клетке. Переносчиками служат белки-ферменты, локализованные в мембране клеток.

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

У животных существует три вида мышц: скелетные поперечно-полосатые, сердечная поперечно-полосатая и гладкие, которые различны по строению и физиологическим свойствам.

СКЕЛЕТНЫЕ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТЫЕ МЫШЦЫ

Скелетные мышцы вместе со скелетом составляют опорно-двигательную систему организма, которая обеспечивает поддержание позы животного и перемещение отдельных частей тела и всего тела в пространстве. Наряду с этим скелетные мышцы и скелет выполняют защитную функцию, предохраняя внутренние органы от повреждений.

Строение. Скелетные мышцы состоят из мышечных волокон, которые объединяются в мышечные пучки (рис. 4). Мышечное волокно — это специализированная клетка, цилиндрической формы, длиной до 10...12 см и диаметром 10...100 микрон (мкм). Каждое мышечное волокно имеет оболочку (сарколемму) и цитоплазму (саркоплазму). В саркоплазме сосредоточены все компоненты животной клетки. Вдоль оси мышечного волокна расположены

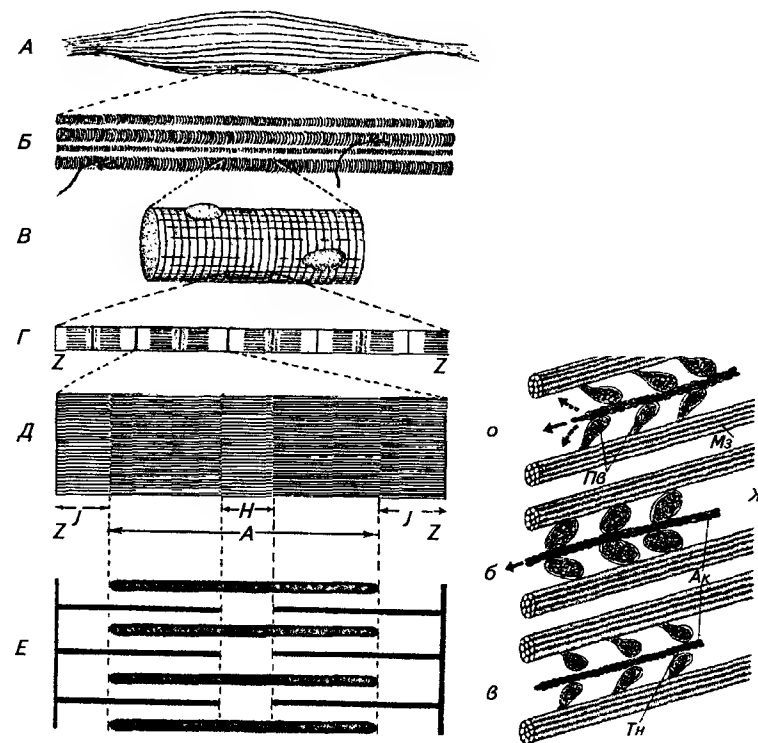


Рис. 4. Скелетная мышца и ее составные части:

А — мышца; В — часть мышцы: увеличено мышечное волокно; В — часть мышечного волокна: увеличен миофибрилл; Г — часть миофибрилла: увеличены актиновые и миозиновые волокна; Д — часть миофибрилла: увеличен саркомер, ограниченный с двух сторон мембранами (Z-линии); I — изотропные участки, образованные актиновыми нитями; А — анизотропные участки, образованные миозиновыми нитями, H-зона — в центральной части анизотропного участка, актиновые и миозиновые нити не перекрывают друг друга; Е — миозиновые и актиновые протофибриллы; Ж — взаимодействие между миозином и актином при сокращении мышц: а-б — фазы взаимодействия; в-а — отсутствие взаимодействия; Ак — актин; Мз — миозин; Тн — тропонин; Пв — поперечные выступы (головки) специального белка миозиновых нитей

тонкие нити — миофибриллы, а в них — протофибриллы, нити белков миозина и актина. Они являются сократительным аппаратом мышечного волокна. Миофибриллы объединяются в группы — колонки, по 4...20 штук в каждой. Каждая миофибрилла разделена Z-мембранами приблизительно на 2000 саркомеров, длиной около 2,5 мкм. На обоих концах саркомеров к Z-мембране прикреплены около 2000 тонких актиновых нитей, которые своими концами входят между миозиновыми толстыми нитями.

Механизм мышечного сокращения связан с взаимодействием актина и миозина. Взаимодействие актина и миозина тормозит система мышечных белков. На поверхности актиновых нитей имеется два белка — тропонин и тропомиозин. Поступление импульса к мышце сопровождается выходом из саркоплазматического ретикула мышечного волокна ионов Ca^{2+} . Они взаимодействуют с белком тропонином, образуя комплекс, который толкает тропомиозин в желобки между двумя цепями актина. За счет гребковых движений головок (специального белка) миозиновых нитей актиновые нити подтягиваются на миозиновые и мышца укорачивается. Кальциевый насос транспортирует Ca^{2+} в систему саркоплазматического ретикула, происходит отсоединение поперечных мостиков миозина от актина, и мышца расслабляется.

Свойства. Поперечнополосатым скелетным мышцам присущи следующие основные свойства возбудимых тканей — возбудимость и проводимость, а также в определенной степени упругость, растяжимость, эластичность, пластичность. Возбуждение в белых волокнах распространяется со скоростью 12...15 м/с, а в красных — 3...4 м/с.

Возбуждение мышцы внешне проявляется в сокращении. В ответ на одиночное раздражение мышца отвечает о д и н о ч н ы м с о к р а щ е н и е м. Оно осуществляется очень быстро (за 0,09...0,1 с). В одиночном сокращении различают три фазы: скрытую, укорочения и расслабления (рис. 5).

В естественных условиях к мышце поступает, как правило, не один импульс, а серия импульсов. На серию импульсов мышца отвечает д л и т е л ь н ы м с о к р а щ е н и е м (рис. 6). Оно называется *тетаническим*, или длительным, *сокращением*. Различают *гладкий тетанус*, который возникает при частых ритмах раздражения, и *зубчатый тетанус*, возникающий при редких ритмах раздражения.

Сокращение мышцы при постоянной нагрузке, сопровождающееся одним и тем же напряжением, называется *изотоническим*. Сокращение мышцы, когда она развивает силу, но не может укорачиваться из-за чрезмерной нагрузки, называется *изометрическим*.

Поперечнополосатые скелетные мышцы относятся к п р о и з в о л ь н ы м м ы ш ц а м, т. е. они сокращаются по воле животного. В эту группу мышц входят скелетные мышцы головы, шеи, туловища и конечностей, мышцы гортани и языка. Сократительная деятельность различных групп мышц очень разнообразна. Их согласованная деятельность обуславливает движение тела, а всякое

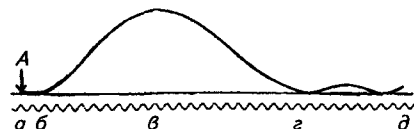


Рис. 5. Одиночное сокращение мышцы:

A — момент раздражения мышцы, a...б — скрытый период; б...в — укорочение, в...г — расслабление, г...д — последовательные эластические колебания

движение вызывается сокращением большого количества мышц. Основная деятельность скелетных мышц связана с обеспечением перемещения отдельных частей и организма в целом, принятия позы. Отдельные группы мышц осуществляют свою сократительную деятельность в связи с определенными приспособительными реакциями.

Жевательные мышцы обеспечивают движение челюстей, мимические мышцы — мимику, круговые мышцы — движение губ. Затылочные, спинные, грудные, брюшные, диафрагма, межреберные мышцы участвуют в поддержании естественного положения туловища, сгибании и разгибании, повороте вправо и влево, движении тела, дыхательных движениях. Двуглавая и трехглавая мышцы передних конечностей, двуглавая, четырехглавая, икроножная мышцы задних конечностей, мышцы стопы обеспечивают сгибание и разгибание конечностей, их движение.

Работа мышц. Под работой мышц понимают удержание или перемещение тяжести за счет их сокращения. Если мышцы обеспечивают позу — то это *статическая работа*, если движение — это *динамическая работа*. Обе работы дополняют друг друга.

Сокращаясь, мышца действует на кость как на рычаг и производит *механическую работу*. Величину механической работы определяют как произведение массы груза на расстояние, на которое перемещен груз, и измеряют в кг · м.

Величина работы мышц зависит от массы нагрузки и ритма работы. Увеличение массы перемещаемого груза повышает производимую работу, но до известного предела, после которого величина работы уменьшается. Наиболее производительной оказывается работа, совершаемая при средней нагрузке и среднем ритме сокращений. При частых или редких сокращениях, а также при слишком большой или малой нагрузке механическая работа мышц снижается. Законы средней нагрузки и среднего ритма мышц были установлены И. М. Сеченовым.

Сила мышц. Мышца характеризуется определенной силой. Она измеряется по максимальному грузу, который мышца в состоянии поднять, либо по максимальному напряжению, которое она может развить в условиях изометрического сокращения. Сила мышцы зависит от ее поперечного сечения. Отношение максимальной силы к ее анатомическому поперечнику называется о т н о с и т е л ь н о й с и л о й. Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику (поперечный разрез мышцы перпендикулярен ходу ее волокна) называется а б с о -



Рис. 6. Сокращение скелетной мышцы при разной частоте раздражения:

I — сокращение мышцы; II — отметка частоты раздражения; а — одиночные сокращения, б — зубчатый тетанус, в — гладкий тетанус

лютой силой мышцы. Мощность силы равна произведению мышечной силы на скорость укорочения,

Утомление мышц. Мышцы не могут работать непрерывно. Длительная работа приводит к снижению работоспособности их.

Временное понижение работоспособности мышцы, наступающее при длительной работе и исчезающее после отдыха, называется *утомлением мышц*. Принято различать два вида утомления мышц: ложное и истинное. При ложном утомлении утомляется не мышца, а особый механизм передачи импульсов с нерва на мышцу, называемый *синапс*. В синапсе истощаются резервы медиатора. При истинном утомлении в мышце происходят следующие процессы: накопление недоокисленных продуктов распада питательных веществ вследствие недостаточного поступления кислорода, истощение запасов источников энергии, необходимой для мышечного сокращения.

Утомление проявляется уменьшением силы сокращения мышцы и степени расслабления мышцы.

Если мышца на некоторое время прекращает работу и находится в состоянии покоя, то восстанавливается работа синапса, а с кровью удаляются продукты обмена и доставляются питательные вещества. Таким образом мышца вновь приобретает способность сокращаться и производить работу.

ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

Гладкие мышцы в организме находятся в полых внутренних органах (желудок, кишечник и др.), в кровеносных сосудах, в коже.

Строение. Основными структурно-физиологическими единицами гладких мышц являются *миоциты* — мышечные клетки. Их длина около 60...400 мкм, диаметр — 4...10 мкм. Клетки соединены межклеточными контактами (деомосомами). Миоцит имеет все компоненты животной клетки, ядро одно. Его сократительный аппарат, представлен нерегулярно распределенными миозиновыми и актиновыми протофибриллами. Миоциты в гладких мышцах, соединяясь между собой наружными слоями мембран в отдельных участках (нексусах), образуют «функциональный синцитий». Гладкие мышечные волокна не имеют поперечной исчерченности. Клетки укорачиваются в результате относительного скольжения нитей. Скорость скольжения и скорость расщепления АТФ в 100—1000 раз меньше, чем в скелетных мышцах. Благодаря этому гладкие мышцы хорошо приспособлены для длительного стойкого сокращения без утомления, с меньшей затратой энергии.

Свойства. Гладким мышцам присущи те же основные свойства, что и поперечно-полосатым скелетным мышцам, но и некоторые особые свойства: *автоматия*, т. е. способность сокращаться и расслабляться без внешних раздражений, а за счет возбуждений,

возникающих в них самих (в пейсмекерных клетках); высокая чувствительность к химическим раздражителям; выраженная *пластичность* (свойство сохранять приданное растяжением состояние); сокращаются в ответ на быстрое растяжение.

Гладкие мышцы относятся к *непроизвольным мышцам*, т. е. их сокращение не зависит от воли животного. Особенности двигательной деятельности желудка, кишечника, кровеносных сосудов и кожи в известной степени определяют физиологические особенности гладких мышц этих органов.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ

Нерв — это сложное образование, состоящее из большого числа нервных волокон, заключенных в общую соединительнотканную оболочку. **Нервное волокно** представляет собой отросток нервной клетки (нейрона) — дендрит или аксон.

Строение. Нервное волокно состоит из осевого цилиндра и покрывающих его миелиновой оболочки, прерывающейся через каждые 1...2,5 мм (перехваты Ранвье) и Шванновской оболочки, образованными Шванновскими клетками (миелоцитами). Нервные волокна, не имеющие миелиновой оболочки, называют *безмякотными*, а имеющие — *мякотными*. Осевого цилиндра содержит аксоплазму, пронизанную нейрофибриллами и микротрубочками, покрыт плазматической мембраной. Каждая структура нервного волокна несет определенную физиологическую роль: осевой цилиндр проводит возбуждение; миелиновая оболочка обеспечивает изолированное проведение возбуждения от других нервных волокон и участвует в питании осевого цилиндра; нейрофибриллы и микротрубочки обеспечивают ток аксоплазмы. Все нервные волокна по строению подразделяют на миелиновые и безмиелиновые, а по физиологическому значению (структурным особенностям)

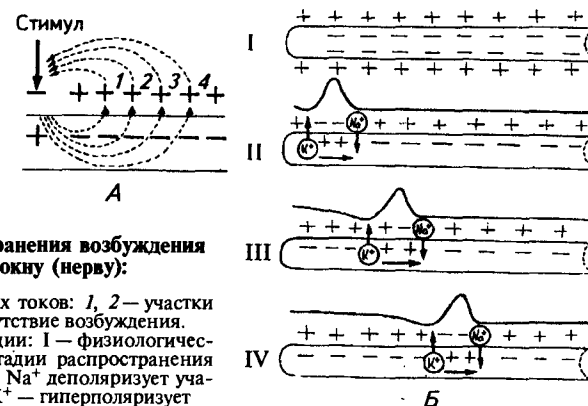


Рис. 7. Схема распространения возбуждения по нервному волокну (нерву):

А — за счет малых круговых токов: 1, 2 — участки возбуждения; 3, 4 — отсутствие возбуждения. Б — последовательные стадии: I — физиологический покой; II, III, IV — стадии распространения потенциала действия. Вход Na^+ деполаризует участок мембраны, выход K^+ — гиперполяризует

тям и скорости проведения возбуждения) — на т и п А (А α , А β , А γ , А δ), толстые миелиновые, быстропроводящие афферентные и эфферентные, т и п В, вегетативные преганглионарные мягкотные и т и п С, безмякотные, тонкие, медленнопроводящие постганглионарные вегетативные нервные волокна и афферентные волокна от рецепторов тепла, давления, боли.

Свойства. Основные свойства нерва, нервного волокна: возбудимость и проводимость. Возбуждение в виде потенциалов действия проводится от рецепторов в центральную нервную систему по афферентным волокнам, от ЦНС к периферическим исполнительным органам по эфферентным нервным волокнам (рис. 7). Возбуждение проводится по нервному волокну в случае анатомической и физиологической целостности, изолированно по каждому волокну.

Нерв относительно неустойчив, т. к. тратит мало энергии (в основном на работу Na/K насоса).

НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ. СИНАПС

Передача возбуждения с нервного волокна на нервную, мышечную и железистую клетки осуществляется через специальное структурное образование, с помощью особого механизма и происходит в результате выделения нервными окончаниями химических соединений — медиаторов (передатчиков) нервного импульса. Роль медиатора у животных в скелетных мышцах играет *ацетилхолин*.

Структурно-физиологическое образование, обеспечивающее передачу возбуждения с нервного волокна на иннервируемую им клетку (мышечную, нервную или железистую), называется *синапсом*. В зависимости от расположения и роли различают синапсы: аксоаксональные, аксодендритические, аксосоматические, возбуждающие, тормозные, смешанные — с электрической и химической передачей.

Синапсы. Состоят из трех основных элементов: пресинаптической мембраны, постсинаптической мембраны и синаптической щели.

Пресинаптическая мембрана покрывает расширенное нервное окончание, которое представляет собой нейросекреторный аппарат. В пресинаптической части расположены пузырьки и митохондрии, обеспечивающие синтез медиатора. Медиаторы депонируются в «пузырьках» (гранулах).

Постсинаптическая мембрана — специальное образование, утолщенная часть мембраны клетки, с которой контактирует пресинаптическая мембрана. Имеет электрически возбудимые ионные каналы и поэтому способна к генерации потенциала действия; специальные белковые структуры — рецепторы, воспринимающие действие специфических химических веществ — медиаторов.

Синаптическая щель — пространство между пре- и постсинаптическими мембранами, которое заполнено жидкостью, близкой по составу к плазме крови; ее размер колеблется от 50 до 500 нанометров (нм).

Механизм передачи возбуждения через синапс. Возбуждение распространяется по нервному волокну в виде потенциала действия (нервного импульса) и, достигнув пресинаптической мембраны, вызывает ее деполяризацию, что приводит к открытию кальциевых каналов. Ионы Ca^{2+} входят внутрь нервного окончания и способствуют освобождению медиатора из «пузырьков» и выходу его в синаптическую щель. Медиатор быстро диффундирует через щель и воздействует на постсинаптическую мембрану — взаимодействует с рецептором (для ацетилхолина — с холинорецептором, для норадреналина — с адренорецептором и др.). На взаимодействие медиатора с рецептором мембрана отвечает изменением проницаемости для ионов Na^+ и K^+ , что приводит к ее деполяризации, возникновению потенциала действия и генерации возбуждательного постсинаптического потенциала. Под влиянием этого потенциала происходит деполяризация соседних с синапсом участков мембраны. Потенциал действия распространяется по всему органу (рис. 8).

Медиаторы поступают в синаптическую щель не только при возбуждении, но и в покое. В покое выделяются малые порции («кванты») медиатора, а под влиянием нервного импульса — одновременно выбрасываются значительные количества таких «квантов». Избыток медиатора разрушают специальные ферменты: хо-

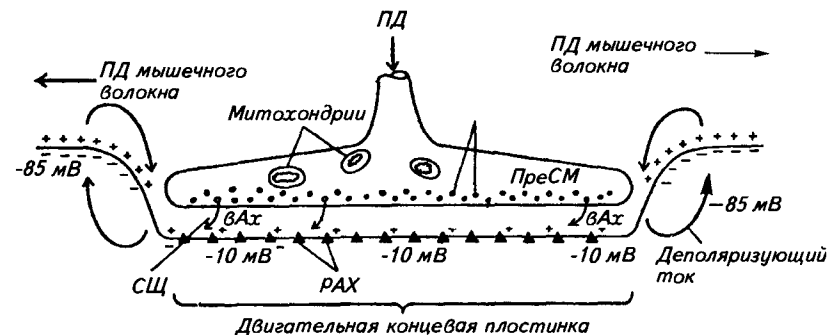


Рис. 8. Нервно-мышечная передача возбуждения:

ПД — потенциал действия (нервный импульс), идущий по аксону; ПреСМ — пресинаптическая мембрана; ПостСМ — постсинаптическая мембрана; СЩ — синаптическая щель; СП — синаптические пузырьки, заполненные медиатором ацетилхолином (АХ); вАх — высвобождение ацетилхолина в синаптическую щель; РАХ — рецепторы АХ; АХ связывается с рецепторами, встроенными в ПостСМ (двигательную концевую пластинку); потенциал двигательной концевой пластинки снижается от -85 мВ до -10 мВ (возникает потенциал концевой пластинки — ПКП); под действием тока, идущего от деполяризованной ПостСМ к граничащей с ней мембране мышечного волокна, в последней возникает ПД

линэстераза — ацетилхолин, моноаминоксидаза и катехол-О-метилтрансфераза — норадреналин и др.

Свойства синапсов. Синапсы обладают рядом следующих специфических свойств:

Одностороннее проведение возбуждения — возбуждение проводится через синапс только в одну сторону (в одном направлении) — с нерва (аксона) на мышцу (другой орган).

Замедленное проведение возбуждения — возбуждение через синапсы проводится с задержкой в сравнении с нервным волокном. Это объясняется тем, что проведение возбуждения — многоэтапный процесс, т. е. время затрачивается на секрецию медиатора, его диффузию к постсинаптической мембране, активацию мембраны, рост потенциала действия до пороговой величины.

Утомление — связано с уменьшением резерва медиатора при длительном поступлении импульсов.

Низкая лабильность — обусловлена тем, что проведение возбуждения через синапс сопряжено с затратой относительно большого количества времени.

В гладких мышцах и в центральной нервной системе имеются и *тормозные синапсы*. Нервные импульсы высвобождают из нервных окончаний в них тормозной медиатор (в кишечнике, бронхах — норадреналин, в мышечных клетках водителя ритма сердца — ацетилхолин, в центральной нервной системе — гамма-аминомасляная кислота и др.). Относительно редко встречаются *электрические синапсы*; потенциал действия передается без химического посредника.

Глава III НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система связывает в организме рецепторы, ткани и органы в рефлекторные дуги. Через рефлекторные дуги осуществляются приспособительные реакции — рефлексы, приспособление состояния и деятельности тканей, органов и организма в целом к условиям внутренней и внешней среды, поддержания гомеостаза. Нервная система образована нейронами и клетками нейроглии.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система (ЦНС) включает в себя го-

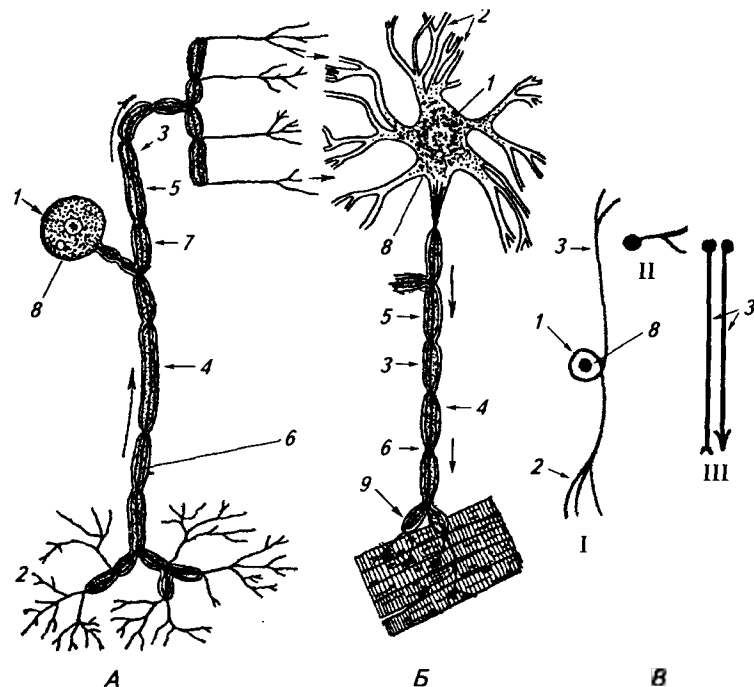


Рис. 9. Нейрон (схема) и его компоненты:

А — рецепторный (афферентный) нейрон; Б — двигательный (эфферентный) нейрон; В — схематичное изображение нервных клеток: I — афферентный, II — контактный и III — эфферентный нейроны; 1 — тело нейрона; 2 — дендриты; 3 — аксон; 4 — миелиновая оболочка; 5 — Шванновская клетка; 6 — перехват Ранвье; 7 — цитоплазматическая мембрана; 8 — ядро нервной клетки; 9 — мионевральный аппарат

ловной и спинной мозг, а периферическая — нервы, отходящие от ЦНС к органам. Структурно-физиологической единицей нервной системы является н е й р о н. Клетки нейроглии, располагающиеся между нейронами, выполняют опорную, защитную и трофическую роли.

Нейрон (нейроцит, нервная клетка). Состоит из тела и отростков: одного аксона и нескольких дендритов (рис. 9). В теле нейрона синтезируются медиаторы, клеточные белки и другие компоненты. Оно выполняет трофическую роль по отношению к отросткам. Отростков два вида: длинный неветвящийся аксон и короткие ветвящиеся дендриты. Аксон проводит возбуждение от тела нейрона к нервным, мышечным и секреторным клеткам, а дендриты — к телу нейрона.

Каждый нейрон в ЦНС выполняет три физиологические роли: воспринимает нервные импульсы с рецепторов или других нейронов;

рождает (генерирует) собственные импульсы; проводит рожденные импульсы (возбуждение) к другому нейрону или органу.

По физиологической роли нейроны подразделяют на три группы: сенсорные, рецепторные; ассоциативные, интернейроны, вставочные; эффекторные, двигательные, мотонейроны. Рецепторные нейроны располагаются вне ЦНС, в спинномозговых и черепномозговых ганглиях. Они имеют длинный аксоноподобный дендрит.

РЕФЛЕКТОРНЫЙ ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ЦЕЛОСТНОГО ОРГАНИЗМА

Приспособление процессов жизнедеятельности организма, его органов, тканей и систем к меняющимся условиям среды называется *регуляцией*. Регуляция, обеспечиваемая нервной и гормональной системами, называется *нервно-гормональной*. Нервная система, организм осуществляют свою деятельность по принципу рефлекса.

РЕФЛЕКТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ, СИСТЕМ И ОРГАНИЗМА

Регуляция по принципу рефлекса глубоко изучена и оформлена в учение нервизм И. М. Сеченовым, И. П. Павловым. Согласно их концепции, нервная система осуществляет свою деятельность по принципу рефлекса. Деятельность нервной системы по принципу рефлекса называется *рефлекторной*.

Рефлекс — это закономерная ответная реакция организма на раздражение рецепторов, осуществляемая с участием центральной нервной системы.

Рефлекс осуществляется через специальное структурное образование нервной системы, которое называется *рефлекторной дугой* (рис. 10). В образовании рефлекторной дуги участвуют три вида нейронов: чувствительные (рецепторные), контактные (промежуточные, интернейроны) и двигательные

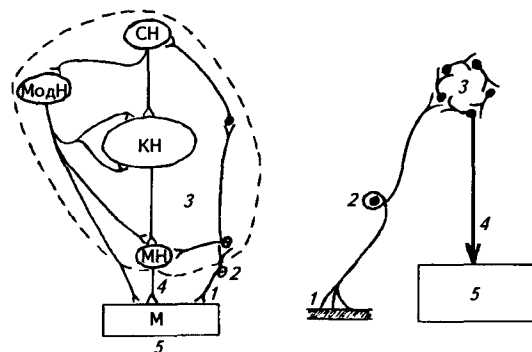


Рис. 10. Схема регуляции по принципу рефлекса. Рефлекторная дуга:

1 — рецептор; 2 — афферентный путь; 3 — нервный центр; 4 — эфферентный путь; 5 — рабочий орган (любой орган организма). М — мышца; МН — моторный нейрон; КН — командный нейрон; СН — сенсорный нейрон; МодН — модульный нейрон

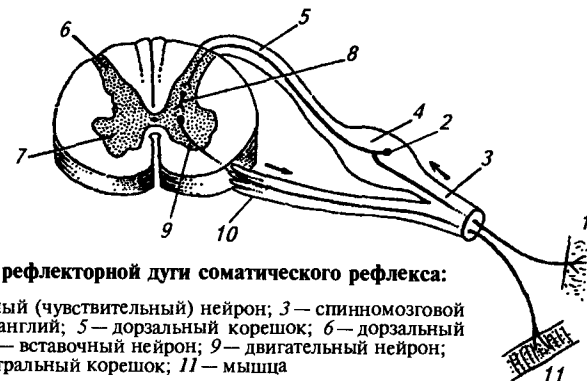


Рис. 11. Схема простой рефлекторной дуги соматического рефлекса:

1 — рецептор; 2 — рецепторный (чувствительный) нейрон; 3 — спинномозговой нерв; 4 — спинномозговой ганглий; 5 — дорзальный корешок; 6 — дорзальный рог; 7 — вентральный рог; 8 — вставочный нейрон; 9 — двигательный нейрон; 10 — вентральный корешок; 11 — мышца

(эффektorные, эфферентные). Они объединяются в нейронные цепи. Нейроны между собой и с исполнительным органом контактируют с помощью синапсов. Рецепторные нейроны расположены вне ЦНС, контактные (вставочные) и двигательные — в ЦНС (рис. 11). Рефлекторная дуга может быть образована разным числом нейронов всех трех видов (от трех до нескольких сотен). В свою очередь в рефлекторной дуге различают 5 звеньев: рецептор, афферентный (или центростремительный) путь, нервный центр, эфферентный (или центробежный) путь и рабочий орган, или эфektor.

Рецептор — это образование, воспринимающее раздражение. Представляет собой или ветвящееся окончание дендрита рецепторного нейрона, или специализированные, высокочувствительные клетки, или клетки с вспомогательными структурами, образующими рецепторный орган.

Афферентное звено образовано рецепторным нейроном, проводит возбуждение от рецептора к нервному центру.

Нервный центр образован большим количеством интернейронов и двигательных нейронов.

Это сложное образование рефлекторной дуги, представляющее собой ансамбль нейронов, расположенных в различных отделах центральной нервной системы, включая кору больших полушарий и обеспечивающих конкретную приспособительную реакцию.

Нервному центру присущи четыре физиологические роли: восприятие импульсов от рецепторов через афферентный путь; анализ и синтез воспринятой информации; передача сформированной программы по центробежному пути; восприятие обратной информации с исполнительного органа о выполнении программы, о совершенном действии.

Эфферентное звено образовано аксоном двигательного нейрона, проводит возбуждение от нервного центра к рабочему органу.

Рабочий орган — тот или иной орган организма, осуществляющий свойственную ему деятельность.

Принцип осуществления рефлекса. Через рефлекторные дуги осуществляются ответные приспособительные реакции на действие раздражителей, т. е. рефлексы.

Рецепторы воспринимают действие раздражителей, возникает поток импульсов, который передается на афферентное звено и по нему поступает к нейронам нервного центра. Нервный центр воспринимает информацию с афферентного звена, осуществляет ее анализ и синтез, определяет биологическую значимость, осуществляет формирование программы действия и в виде потока эфферентных импульсов передает ее на эфферентное звено. Эфферентное звено обеспечивает проведение программы действия от нервного центра к рабочему органу. Рабочий орган осуществляет свойственную ему деятельность. Время от начала действия раздражителя до начала ответной реакции органа называется *временем рефлекса*.

Специальное звено обратной афферентации (звено функциональной системы) воспринимает параметры совершенного рабочим органом действия (ответной реакции) и передает эту информацию в нервный центр. Нервный центр воспринимает обратную информацию с рабочего органа о свершенном действии.

Классификация рефлексов. Рефлексы животных и человека разнообразны, поэтому их классифицируют по ряду принципов: по природе на безусловные и условные.

Безусловные рефлексы — это врожденные, наследственно передающиеся. Осуществляются безусловные рефлексы через сформированные рефлекторные дуги. Безусловные рефлексы являются видовыми, т. е. свойственны всем животным данного вида. Они относительно постоянны и возникают в ответ на адекватные раздражения определенных рецепторов. Безусловные рефлексы классифицируются по биологическому значению на пищевые, оборонительные, половые, статокINETические и локомоторные, ориентировочные, поддерживающие гомеостаз и др.; по расположению рецепторов: экстероцептивные (температурные, тактильные, зрительные, слуховые, вкусовые и др.); интероцептивные (сосудистые, сердечные, желудочные, кишечные и др.); проприоцептивные (мышечные, сухожильные и др.); по характеру ответной реакции: двигательные, секреторные и пр.; по месту нахождения центров, через которые осуществляются рефлексы: спинальные, бульбарные, мезэнцефальные, диэнцефальные, кортикальные.

Условные рефлексы — это рефлексы, приобретенные организмом в процессе его индивидуальной жизни. Условные рефлексы осуществляются через вновь сформированные рефлекторные дуги на базе рефлекторных дуг безусловных рефлексов с временной связью в коре больших полушарий между теми или

иными сенсорной зоной и корковым представительством нервного центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса.

Каждый рефлекс имеет свое название, в зависимости от реакции, которую он обеспечивает (например, рефлекс сосания, глотания, чихания и т. д.).

Рефлексы в организме чаще осуществляются с участием желез внутренней секреции, гормонов. Совместная рефлекторно-гормональная регуляция является основной формой регуляции в организме.

Свойства нервных центров. Особенности рефлекторной деятельности в значительной степени обуславливаются свойствами нервных центров:

одностороннее проведение возбуждения: с афферентного нейрона на эфферентный;

проведение возбуждения осуществляется *замедленно*;

действие одного потока импульсов облегчает действие последующего; свойство *облегчение, или суммация*;

происходит *трансформация ритма импульсов*, изменяется и сила импульсов;

свойственна *окклюзия* (закупорка); при одновременном поступлении двух афферентных потоков количество возбужденных нейронов оказывается меньше, чем арифметическая сумма возбуждений на каждый поток импульсов в отдельности;

проявляется *последствие*; возбуждение сохраняется некоторое время, после того как приток импульсов прекращается. Последствие обуславливается кольцевыми связями нейронов;

свойственно *утомление*; понижение активности при длительной деятельности в связи с уменьшением резервов медиатора в синапсах;

находятся в состоянии *постоянного тонуса*, некоторого возбуждения;

при определенных условиях, после длительного предшествующего поступления импульсов частого ритма, нервный центр определенное время остается в состоянии повышенной возбудимости — *посттетаническая потенция*.

свойственно *торможение*, ослабление или прекращение деятельности.

Координация рефлекторной деятельности. Рефлекторная деятельность связана с координацией — взаимодействием нейронов, а следовательно, и нервных процессов в центральной нервной системе, обеспечивающим согласованную деятельность нервных центров. Координация осуществляется на основе определенных принципов, явлений и феноменов.

Принцип конвергенции (схождения). К нервному центру сходятся импульсы со многих афферентных путей, их в 4—5 раз больше, чем эфферентных.

Явление иррадиации. Возбуждение возникающее в центре ирра-

дирует — распространяется на соседние области центральной нервной системы.

Принцип реципрокной (сопряженной) иннервации. Такие взаимоотношения нервных центров, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого.

Явление индукции — наведения с одного нервного центра на другой противоположного нервного процесса. Если торможение наводит возбуждение, то индукция положительная, если возбуждение наводит торможение, то индукция отрицательная.

Феномен «отдачи» — состоит в быстрой смене возбуждения одного центра возбуждением другого, обеспечивающего противоположные по значению рефлексы.

Феномен цепных и ритмических возбуждений нервных центров. Возбуждение одного нервного центра обуславливает возбуждение другого и т. д. Так, прием корма связан с захватом корма, жеванием, глотанием.

Чередование в определенной последовательности одних и тех же простых рефлекторных актов (например, связанных с шаганием) называется **ритмическим возбуждением нервных центров**.

Принцип обратной связи. В организме в результате деятельности органов рождаются определенные импульсы, которые поступают в центр, информируют о параметрах совершенного действия.

Принцип общего конечного пути. Одна и та же ответная реакция может быть вызвана с различных рецепторных полей через один центр. Эффекторный нейрон центра образует общий конечный путь.

Принцип доминанты. В каждый отрезок времени в центральной нервной системе доминирует, господствует тот или иной центр. Он в определенной степени подчиняет себе деятельность других центров.

Пластичность нервных центров; проявляется в приспособляемости и изменчивости своего функционального значения при изменении характера связей с рецепторами и эффектором.

Нервным центрам свойственна роль **трофического регулятора**, которая проявляется в приспособлении обменных процессов в тканях органов к меняющимся условиям в целях поддержания их структурной организации и деятельности.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПО ПРИНЦИПУ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

В последние годы учение о рефлекторной деятельности организма углублено, расширено и дополнено новыми положениями, оформлением представлений об обратной связи периферических

исполнительных органов с ЦНС. Это привело к созданию П. К. Анохиным новой концепции о работе центральной нервной системы, согласно которой она осуществляет свою деятельность по принципу функциональных систем (рис. 12).

Функциональная система — это широкое объединение различных локализованных структур и процессов в целях обеспечения той или иной конкретной приспособительной реакции.

Приспособление достигается взаимодействием клеток, тканей и органов, взаимосвязью процессов благодаря нервно-гуморальным механизмам.

Каждая функциональная система имеет свое название по конкретному приспособительному эффекту. По своей архитектуре функциональная система представляет собой замкнутую циклическую саморегулирующуюся систему, центрально-периферическое образование. Каждая функциональная система включает в себя определенные звенья, которые имеют различную физиологическую значимость.

Архитектура функциональной системы (рис. 13):

1. Звено пусковой афферентации, представлено рецепторами и афферентными проводниками. Воспринимает изменение окружающей среды и передает информацию в ЦНС.

2. Центральное звено, или нервный центр, включает в себя многочисленные нейроны, расположенные в различных отделах ЦНС, формирует программу действия.

3. Эфферентное звено, представлено эфферентными нервными проводниками и железами внутренней секреции с гормонами.

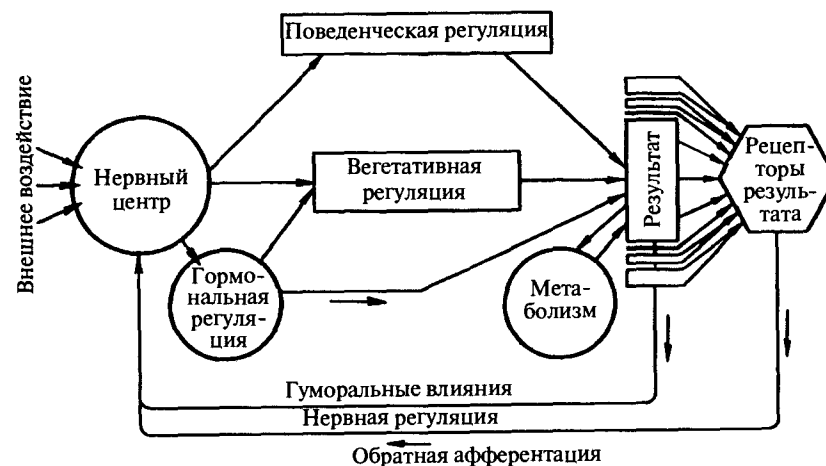


Рис. 12. Архитектоника функциональной системы (по П. К. Анохину)

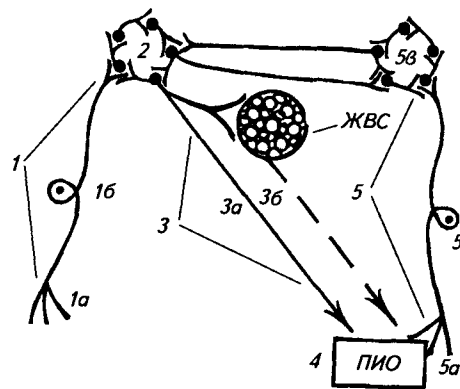


Рис. 13. Схема деятельности нервной системы по принципу функциональных систем. Архитектура функциональной системы:

1 — звено пусковой афферентации: 1а — рецепторы; 1б — афферентный путь; 2 — центральное звено; 3 — эфферентное звено; 3а — эфферентные нервные проводники; 3б — железы внутренней секреции (ЖВС) и их гормоны; 4 — звено периферических исполнительных органов (ПИО); 5 — звено обратной афферентации: 5а — рецепторы результата действия; 5б — афферентные нервные проводники; 5в — акцептор действия

Передаёт программу действия на периферические исполнительные органы.

4. Звено периферических исполнительных органов, представлено отдельными структурами различных органов, выполняющими программу действия.

5. Звено обратной афферентации, включает в себя специальные рецепторы, воспринимающие результаты ответной реакции исполнительного органа, а также специальные афферентные проводники, проводящие информацию с этих рецепторов, и совокупность нейронов в нервном центре — акцептор действия, обеспечивающий сопоставление программы действия с результатами ответной реакции исполнительного органа.

Некоторые функциональные системы не имеют звена пусковой афферентации и состоят из четырех звеньев. К таким относятся те, которые поддерживают постоянство физиологических констант (давление, pH крови, температура тела и др.). В этих функциональных системах деятельность поддерживается за счёт звена обратной афферентации.

Принцип работы функциональной системы. Функциональная система формируется в процессе развития организма для осуществления конкретного действия, например у кур — образование и выведение яиц. Звено пусковой афферентации воспринимает изменение среды и передаёт информацию в нервный центр, который осуществляет анализ и синтез этой информации, определяет цель к действию, решение и формирует программу действия, передаёт её на эфферентное звено и в акцептор действия. Программа действия по эфферентному звену поступает к периферическим исполнительным органам. Они осуществляют ответную реакцию на действие программы. Ответная реакция характеризуется определённым результатом действия, параметрами (объём, количество, качество и др.). Параметры ответной реакции воспринимаются

звеном обратной афферентации (рецепторами звена) и передаются в акцептор действия. В акцепторе действия сопоставляются параметры действия с программой действия. Если они совпадают — тогда программа действия становится санкционирующей (постоянной), а если не совпадают, то программа действия в центральном звене разрушается и формируется новая программа действия. При формировании новой программы действия используется дополнительная информация.

Каждая функциональная система осуществляет приспособительную реакцию при условии постоянного восприятия изменений условий внешней и внутренней среды.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РОЛИ ЧАСТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система — это головной и спинной мозг. Головной мозг включает в себя задний мозг, или продолговатый мозг и варолиев мост, средний мозг, ретикулярную формацию, мозжечок, промежуточный мозг, лимбическую систему, подкорковые ядра, кору больших полушарий (рис. 14).

СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг расположен в позвоночном канале и представляет собой цилиндрический тяж с дорсальными и вентральными корешками. Он переходит в ствол головного мозга. Спинной мозг — структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов. Тела нейронов формируют серое вещество спинного мозга (расположено в центре), а отростки нейронов — белое вещество (расположено по периферии). По физиологической роли различают три вида нейронов спинного мозга: промежуточные (интернейроны), моторные (эффektorные) и вегетативные (рис. 15). Нейроны спинного мозга формируют исполнительные отделы нервных центров рефлекторных дуг ряда рефлексов. Вентральные корешки называют *двигательными*, так как они содержат

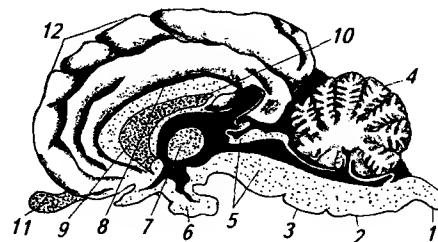


Рис. 14. Основные отделы центральной нервной системы:

1 — спинной мозг; 2 — продолговатый мозг; 3 — варолиев мост; 4 — мозжечок; 5 — средний мозг; 6 — гипоталамус; 7 — таламус; 8 — лимбическая система; 9 — полосатое тело; 10 — гиппокамп; 11 — обонятельная луковица; 12 — кора больших полушарий

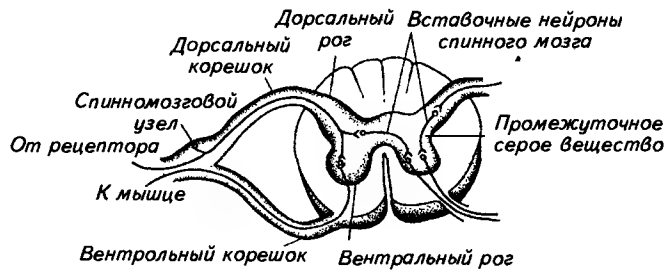


Рис. 15. Спинной мозг (поперечный разрез):

Показаны контакты между рецепторными, вставочными (промежуточными) и двигательными (моторными) нейронами в сером веществе спинного мозга

отростки (аксоны) двигательных нейронов (сами тела нейронов расположены в сером веществе спинного мозга), иннервирующие скелетные мышцы; дорсальные корешки — *чувствительными*: состоят из отростков рецепторных нейронов (сами тела нейронов расположены в спинномозговых узлах).

Рефлекторная деятельность спинного мозга. Спинной мозг получает информацию с рецепторов кожи, мышц, туловища и конечностей, внутренних органов. Информация с рецепторов поступает к центрам спинного мозга. В спинном мозге находятся исполнительные отделы нервных центров, с участием которых осуществляется целый ряд наиболее простых и сложных рефлексов: 1) сгибания и разгибания конечностей; 2) потоотделения; 3) мочеиспускания; 4) дефекации; 5) молоковыведения, 6) эрекции полового члена; 7) эякуляции; 8) сердечно-сосудистых, дыхательных, пищевых, обмена веществ. Все рефлексы спинного мозга в естественных условиях осуществляются с участием головного мозга, включая кору больших полушарий.

Проводниковая деятельность спинного мозга. Она осуществляется за счет наличия в спинном мозге проводящих путей, которые образованы промежуточными нейронами. Проводящие пути структурно-функционально соединяют нейроны спинного мозга с нейронами других отделов ЦНС. Проводящие пути делят на *восходящие* (расположены в дорсальных и боковых столбах) и *нисходящие* (расположены в вентральных и боковых столбах) пути. По парным восходящим спинокортикальным путям информация с нейронов спинного мозга поступает к нейронам коры больших полушарий, по спиноталамическим — к нейронам промежуточного мозга, по спинномозжечковым — к нейронам мозжечка. По нисходящим кортикоспинальным путям программа действия передается от нейронов коры больших полушарий головного мозга к нейронам спинного мозга, по рубро-спинальным — от

нейронов красного ядра среднего мозга, по вестибулоспинальным — от вестибулярных ядер продолговатого мозга, по ретикулоспинальным — от нейронов ретикулярной формации, по тектоспинальным — от нейронов бугров четверохолмия к нейронам спинного мозга. В итоге обеспечиваются полноценные приспособительные соматические и вегетативные реакции организма.

ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ И ВАРОЛИЕВ МОСТ

Продолговатый мозг и варолиев мост — структурно-физиологическое образование ЦНС; образованы нейронами. Они, объединяясь, образуют ядра ряда черепно-мозговых нервов — тройничных, отводящих, лицевых, слуховых, языкоглоточных, блуждающих, добавочных, подъязычных и соответственно нервные центры, эфферентные звенья рефлекторных дуг ряда рефлексов. В черепномозговых ганглиях располагаются рецепторные нейроны, образующие афферентные звенья рефлекторных дуг ряда рефлексов. Продолговатому мозгу присущи два вида деятельности: рефлекторная и проводниковая. Ему характерна большая сложность выполняемых функций, чем спинному. Все реакции, осуществляемые продолговатым мозгом, более сложные.

Рефлекторная деятельность. Скопления нейронов продолговатого мозга образуют нервные центры, осуществляющие следующие жизненно важные рефлексы: дыхания, сердечно-сосудистый, пищевой, сосания, жевания, глотания, мигания, кашля, чихания, слезоотделения, рвоты, углеводного обмена, потоотделения, тонуса мышц (обеспечивающего естественную позу).

Проводниковая деятельность. Нейроны продолговатого мозга и варолиева моста связаны с нейронами спинного мозга и всех других отделов ЦНС посредством проводящих путей. От них идут ретикулоспинальный и вестибулоспинальный проводящие пути, кортикоспинальный и спинокортикальный пути здесь переключаются на новые нейроны. На нейронах продолговатого мозга и варолиева моста заканчиваются кортикобульбарные пути.

СРЕДНИЙ МОЗГ

Средний мозг — структурно-физиологическое образование ЦНС. Нейроны его объединяются и образуют: четверохолмие, красное ядро, черную субстанцию, ядра глазодвигательного и блокового нервов. Каждому образованию присуща определенная роль.

Четверохолмие. Состоит из передних и задних бугров. *Передние бугры* получают информацию со зрительных рецепторов и обеспечивают зрительные ориентировочные и сторожевые рефлексы, которые выражаются в повороте глаз и головы в сторону действия зрительных раздражителей, повышении тонуса мышц сгибателей конечностей, учащении сокращений сердца, повыше-

нии давления крови в сосудах, учащении дыхания (обеспечивают подготовку животного к защите, к бегу, к нападению). З а д н и е б у р ы воспринимают информацию со слуховых рецепторов и обеспечивают слуховые ориентировочные и сторожевые рефлексы, выражающиеся в настораживании ушей и повороте головы в сторону звука, повышении тонуса мышц сгибателей конечностей, учащении сокращений сердца и дыхания.

Красное ядро. Получает информацию с мозжечка, подкорковых ядер, коры больших полушарий. Участвует в формировании программы действия, которую посылает к нейронам вестибулярного ядра продолговатого мозга, обеспечивающего мышечный тонус. Красное ядро, обеспечивая торможение деятельности мотонейронов, играет большую роль в распределении тонуса мышц, координации двигательных реакций.

Черная субстанция. Взаимосвязана с полосатым телом и бледным шаром. Обеспечивает пластический тонус мышц, участвует в регуляции сложных, точных, тонких двигательных реакций — жевания, глотания, а также вегетативных реакций — дыхания, тонуса сосудов, сокращений сердца.

СТАТИЧЕСКИЕ И СТАТОКИНЕТИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ ПРОДОЛГОВАТОГО И СРЕДНЕГО МОЗГА

С участием продолговатого и среднего мозга осуществляются перераспределение тонуса мышц в зависимости от положения тела в пространстве, тонические и установочные (выпрямительные), а также статокинетические рефлексы.

Статические тонические или позно-тонические рефлексы. Обеспечивают поддержание естественной позы животного. Они осуществляются через продолговатый мозг с участием спинного:

рефлекс с вестибулярного аппарата на мышцы разгибатели конечностей. Обеспечивает их высокий тонус, сохранение положения позы животного теменем и спиной вверх;

рефлекс с вестибулярного аппарата на мышцы сгибатели конечностей. Возникает при положении животного теменем и спиной вниз и проявляется в повышении тонуса мышц сгибателей конечностей;

рефлекс с рецепторов мышц шеи на мышцы сгибатели задних конечностей и мышцы разгибатели передних конечностей. Проявляется при запрокидывании головы в выпрямлении передних конечностей и сгибании задних;

рефлекс с рецепторов мышц шеи на мышцы разгибатели задних конечностей и сгибатели передних конечностей. Проявляется в сгибании передних и разгибании задних конечностей при наклоне головы и шеи;

рефлекс с рецепторов мышц шеи (рефлекс вращения) на мышцы разгибатели конечности одной стороны и мышцы сгибатели противоположной стороны. Проявляется при вращении в разги-

бании конечностей той стороны тела, в которую поворачивается голова, и в сгибании конечностей противоположной стороны.

Выпрямительные (установочные) рефлексы. Обеспечивают возвращение головы и тела из неестественного положения в естественное. Осуществляются через средний мозг:

рефлекс с рецепторов вестибулярного аппарата на мышцы головы возникает при положении головы и туловища на боку. Проявляется в перераспределении тонуса мышц головы и возврате головы в естественное положение;

рефлекс с тактильных рецепторов кожи при положении животного лежа на боку на мышцы головы. Обеспечивает возврат головы в естественное положение;

рефлекс с рецепторов мышц шеи, возникающий при изменении положения шеи (при повороте ее вокруг своей оси), на мышцы туловища. Обеспечивает перевод туловища в положение, соответствующее положению шеи, за счет перераспределения тонуса мышц;

рефлекс с рецепторов кожи туловища, возникающий при положении животного на боку, на мышцы туловища. Обеспечивает за счет перераспределения тонуса мышц возврат туловища в естественное положение, соответствующее положению головы и шеи.

Статокинетические рефлексы. Проявляются при движении животного, изменении положения отдельных частей тела, когда происходит перераспределение тонуса мышц глаз, туловища и конечностей, что обеспечивает устойчивое положение глаз, головы и тела в пространстве:

рефлекс с рецепторов мышц одной конечности на мышцы других. Возникает при ходьбе животного, когда при сгибании одной конечности повышается тонус мышц разгибателей других трех конечностей;

рефлекс «нистагм головы» возникает при вращательных движениях. Проявляется в движении головы в противоположную сторону вращения туловища, а затем в скачкообразном перемещении головы в положение, соответствующее положению туловища;

рефлекс «нистагм глаз» возникает при вращательных движениях. Проявляется в движении глаз в противоположную сторону вращения головы и туловища, а затем в скачкообразном перемещении глаз в положение, соответствующее положению туловища;

лифтовый рефлекс возникает при линейном ускорении движения вверх и вниз; в первом случае повышается тонус мышц разгибателей, во втором — тонус мышц сгибателей.

МОЗЖЕЧОК

Мозжечок — структурно-физиологическое образование ЦНС. Нейроны его объединяются и образуют ядра мозжечка, поверхностный слой, или кору. Анатомически он состоит из двух полуша-

рий и средней части, которая их соединяет. Ядра мозжечка связаны проводящими путями (имеют прямые и обратные связи) с корой больших полушарий, средним и продолговатым (красным ядром и вестибулярными ядрами) и спинным (мотонейронами) мозгом. В связи с этим в мозжечке различают три зоны: корковую, вестибулярную и спинальную. Нейроны мозжечка имеют прямые и обратные связи с ретикулярной формацией.

Мозжечок получает информацию с рецепторов мышц, глаз, вестибулярного аппарата, с коры больших полушарий. Через ретикулярную формацию, красное ядро, ядро Дейтерса он связан с мотонейронами спинного мозга. Участвует в обеспечении тонуса мышц, позы, координации движений, оптимальной возбудимости и лабильности вегетативных и соматических центров, равновесия тела при движении.

Удаление мозжечка вызывает *атонию* (исчезновение тонуса), *астению* (быстрое утомление), *атаксию* (шаткость походки), *астазию* (дрожание движения).

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

Ретикулярная, или сетчатая формация, представляет собой самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, которое расположено главным образом в продолговатом и среднем мозге. Нейроны ее имеют короткие и ветвистые отростки, которые переплетаясь, образуют подобие сети. Нейроны объединяются в ядра. Отростки нейронов ретикулярной формации идут к различным отделам ЦНС и образуют восходящую и нисходящую системы.

Восходящая система образована нейронами и отростками их, связанными с корой больших полушарий; нисходящая система — с мозжечком, красным ядром, мотонейронами спинного мозга, нейронами симпатического отдела вегетативной нервной системы. Ретикулярная формация через симпатическую нервную систему осуществляет облегчающие и тормозящие деятельность влияния на все нервные проводники, рецепторы и все внутренние органы, мышцы. Ретикулярная формация оказывает свое влияние на все нервные центры.

Ретикулярная формация активируется потоками импульсов, поступающими к ней со всех рецепторов организма по неспецифическим путям, с мозжечка, коры больших полушарий, таламуса, лимбической системы, красного и вестибулярного ядер. Получив информацию, она формирует свою программу и передает ее на восходящую и нисходящую системы.

По восходящим путям программа поступает к нейронам коры больших полушарий, вызывает и поддерживает некоторое постоянное возбуждение их, т. е. поддерживает тонус коры больших полушарий. Поддержание тонуса коры больших полушарий имеет

большую физиологическую значимость, так как только в этом случае кора может осуществлять свою специфическую деятельность — воспринимать информацию и отвечать на нее. Ретикулярная формация обеспечивает состояние бодрствования и сна, участвует в расшифровке поступающей информации с рецепторов путем регуляции потока импульсов.

По нисходящим путям программа передается к нервным центрам, нервным проводникам, рецепторам, органам и обеспечивает повышение или понижение их возбудимости и тем самым оптимальную деятельность.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

Промежуточный мозг представляет собой самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, нейроны которого имеют большую физиологическую значимость в нервных центрах. В нем выделяют три основных самостоятельных структуры: таламус, или зрительные бугры, гипоталамус, или подбугровая область, и эпителиамус, или надталамическая область, — свод и эпифиз.

Таламус, или зрительные бугры. Представляет собой скопление ядер, образованных нейронами. Все ядра таламуса по физиологической значимости делят на специфические, ассоциативные, моторные и неспецифические.

Специфические ядра таламуса имеют двухсторонние прямые связи с определенными участками коры больших полушарий. Они получают информацию со всех рецепторов организма (исключение — обонятельные рецепторы), подвергают ее первичному анализу и переключают на пути к коре больших полушарий. Таким образом, благодаря циркуляции информации с рецепторов между специфическими ядрами таламуса и сенсорными нейронами коры больших полушарий происходит анализ (определение биологической значимости поступающей информации), синтез (формирование программы действия) и обеспечивается целостное восприятие поступающей информации.

Нейроны ядер таламуса связаны с нейронами гипоталамуса, участвующими в регуляции деятельности внутренних органов и мышц.

Ассоциативные ядра таламуса получают информацию от специфических ядер. Они связаны с нейронами коры больших полушарий и участвуют в интеграции деятельности различных образований мозга.

Моторные ядра таламуса получают информацию от мозжечка и базальных ганглиев. Посылают информацию в моторную зону коры больших полушарий и участвуют в регуляции движений.

Неспецифические ядра таламуса не имеют прямых связей с конкретными участками коры больших полушарий. Они образуют широкие взаимные связи со специфическими

ядрами таламуса и получают информацию с них. Получив информацию, они рожают собственные импульсы и передают их в ту область коры больших полушарий, в которую в данный момент поступает специфическая информация, активируя нейроны коры и повышая их общий тонус. Повышенный тонус нейронов коры — условие для полноценной деятельности их.

Гипоталамус. Образует вентральную часть промежуточного мозга. Состоит из нейронов, которые объединяются в ядра гипоталамуса. Различают преоптическую, переднюю, среднюю, наружную и заднюю группы ядер. Нейроны ядер преоптической группы гипоталамуса продуцируют либерины и статины, регулируют деятельность передней доли гипофиза.

В ядрах гипоталамуса расположены нервные центры. В передних ядрах — высший отдел парасимпатической иннервации, с которого обеспечиваются общие парасимпатические приспособительные реакции; в задних ядрах — высший отдел симпатической иннервации, обеспечивающий симпатические эффекты. В средних ядрах находятся нервные центры регуляции всех видов обмена веществ и энергии, голода и насыщения, терморегуляции, деятельности желез внутренней секреции, половой системы, лактации, почек.

В целом гипоталамус обеспечивает интеграцию деятельности вегетативной, эндокринной и соматической систем; участвует в регуляции поведенческих реакций (половых и агрессивно-оборонительных).

Эпиталамус. Он является железой внутренней секреции. Его называют счетчиком времени. Это своего рода биологические часы.

ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимбическая система — самостоятельное структурно-физиологическое образование, которое кольцеобразно охватывает основание переднего мозга на границе со стволочной частью мозга. Лимбическая система включает в себя отдельные скопления нейронов: гиппокамп — основная структура системы, поясная извилина, мамиллярные тела и др. Она связана с корой больших полушарий, подкорковыми ядрами, таламусом, гипоталамусом и ретикулярной формацией.

Нейроны лимбической системы принимают большую часть информации с различных рецепторных полей тела и внутренних органов. Совместно с корой больших полушарий, подкорковыми ядрами, таламусом, ретикулярной формацией участвует в анализе и синтезе ее, формировании программы действия, которую передают на исполнительные органы через гипоталамус, обеспечивая постоянство условий внутренней среды организма, вегетативные реакции (ее называют висцеральным мозгом). Лимбическая систе-

ма участвует в механизмах памяти, контроле активности мозга (бодрствования и сна), в формировании эмоциональной окраски поведения животных.

ПОДКОРКОВЫЕ ЯДРА

Подкорковые (базальные) ядра, образованные нейронами, располагаются в белом веществе больших полушарий головного мозга. Они представляют собой самостоятельные структурно-физиологические образования. Наиболее изучены из них: хвостатое ядро, скорлупа и бледный шар, называемые *стриопаллидум* (*стриатум* + *паллидум*). Он имеет обширные связи с другими отделами центральной нервной системы.

Паллидум, или бледный шар. Важный отдел нервного центра, обеспечивающий согласованную деятельность всех мышц туловища. Он образован большими нейронами. Получая афферентную информацию с полосатого тела и рецепторов скелетных мышц, он совместно со спинным, продолговатым, средним мозгом, мозжечком, ретикулярной формацией, таламусом и корой больших полушарий формирует программу действия, обеспечивающую согласованную деятельность всех мышц туловища при сложных двигательных реакциях (при беге, жевании, падении и др.).

Стриатум, или полосатое тело. Включает в себя хвостатое ядро и скорлупу, образовано мелкими нейронами. Стриатум получает афферентную информацию с сенсорной зоны коры больших полушарий и черной субстанции среднего мозга. Аксоны нейронов полосатого тела направляются к бледному шару и черной субстанции. Аксоны нейронов бледного шара направляются к ядрам промежуточного и среднего мозга. От ядер таламуса эфферентный путь идет к двигательным нейронам коры. Благодаря циркуляции информации по этим связям формируется программа действия, обеспечивающая согласованную деятельность мышц туловища и внутренних органов, целенаправленные движения.

КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Кора больших полушарий головного мозга — это наиболее развитый отдел головного мозга, который покрывает полушария снаружи. Она представляет собой тонкий слой серого вещества. Полушария состоят из белого вещества. Толщина коры 1,5...3 мм; 6 слоев — I...VI (рис. 16).

Нейроны коры отличаются по форме (в основном пирамидные, веретенообразные и звездчатые) и имеют множество типов соединений. Они выполняют разные роли.

По функциональному значению все нейроны коры больших полушарий делят на три группы:

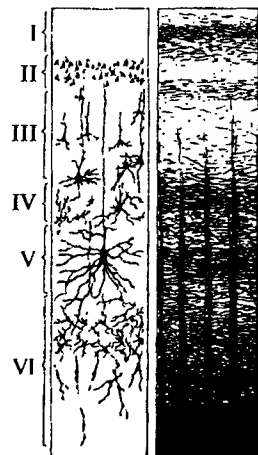


Рис. 16. Расположение нейронов и нервных волокон в коре больших полушарий:

I — молекулярный слой, образован главным образом сплетением нервных волокон, нервных клеток незначительное число; II — наружный зернистый слой, образован плотно расположенными мелкими овальной, треугольной или многоугольной формы нейронами; III — слой пирамидных нейронов разных размеров; IV — внутренний зернистый слой, образован скоплением мелких овальной, треугольной или многоугольной формы нейронов; V — слой гигантских пирамидных клеток; VI — мультиформный слой, содержит нейроны веретенообразной и треугольной формы

1) чувствительные (сенсорные и ассоциативные) — обеспечивают восприятие импульсов непосредственно с рецепторов (сенсорные) и от ядер таламуса, а через него от различных рецепторных полей (ассоциативные);

2) моторные — посылают импульсы от коры к нижележащим структурам ЦНС и рабочим органам, являющиеся представителями нервных центров безусловных рефлексов в коре больших полушарий;

3) контактные — осуществляют связь между нейронами коры больших полушарий.

Чувствительные нейроны. Расположены в III и IV слоях коры и образуют воспринимающие зоны: сенсорные и окружающие их ассоциативные.

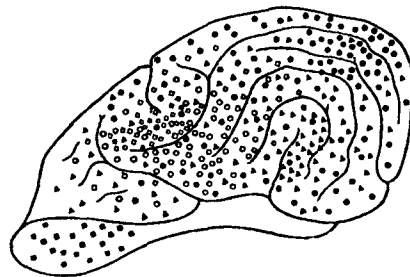
Сенсорные нейроны. Образуют сенсорные зоны. Каждая зона называется соответственно рецепции, в которой она участвует (рис. 17). Размеры каждой сенсорной зоны зависят от физиологической значимости для организма животного рецепции. Чем выше значимость, тем она больше.

Выделяют следующие сенсорные проекционные зоны:

1) *двигательная* — расположена между лобной и теменной долями. Раздражение этой зоны вызывает сокращение мышц. Рядом с ней находится вторичная двигательная зона. Эти зоны имеют и сенсорные входы. Поэтому их называют *первичная и вторичная моторосенсорные зоны*;

Рис. 17. Схема расположения проекционных сенсорных зон в коре больших полушарий собаки:

темные кружки — сенсорные клетки зрительной зоны; белые кружки — сенсорные клетки чувствительно-двигательной зоны; треугольники — сенсорные клетки слуховой зоны; квадраты — сенсорные клетки вкусовой зоны; ромбы — сенсорные клетки двигательной зоны



2) *соматосенсорная первичная и вторичная (или чувствительно-двигательная)* — расположена в лобной и теменной долях, вдоль центральной борозды; воспринимает импульсы с рецепторов кожи и двигательного аппарата через таламус;

3) *слуховая* — расположена в височной доле; воспринимает импульсы от слуховых рецепторов;

4) *зрительная* — лежит в затылочной области; воспринимает импульсы от рецепторов сетчатки глаз;

5) *обонятельная* и 6) *вкусовая* — лежат на внутренней поверхности коры; связаны, соответственно, с обонятельными рецепторами носовых раковин и вкусовыми рецепторами языка и ротовой полости. Имеют двусторонние связи с лимбической системой.

Ассоциативные зоны располагаются рядом с проекционными зонами. Их нейроны участвуют в анализе информации, в осуществлении связи между сенсорными и двигательными нейронами. Без ассоциативных нейронов невозможен четкий анализ и синтез программы (например, животное не откликается на свою кличку после удаления ассоциативной зоны в слуховой сенсорной зоне).

Моторные нейроны. Располагаются в V слое коры больших полушарий, образуют в ней корковые отделы нервных центров безусловных рефлексов. Моторные нейроны объединяются группами и образуют *моторные зоны*. Каждая моторная зона обеспечивает связь коры с органами организма. Моторные зоны способны переводить органы из состояния покоя в деятельное.

Контактные нейроны. Осуществляют связь между разными нейронами в коре больших полушарий.

В коре имеется большое количество глиальных клеток (в 10 раз больше, чем нейронов), выполняющих опорную, обменную, секреторную (выделяют вещества, регулирующие возбудимость нейронов) роли, а также участвующих в хранении следов осуществленных реакций (память).

Любая ответная реакция связана с работой ряда различных зон, составляющих так называемую *распределительную систему*.

Нейроны коры больших полушарий находятся в состоянии тонуса (постоянного возбуждения), который не исчезает и во время сна. Показателем постоянного тонуса нейронов коры являются биотоки, которые могут быть зарегистрированы в виде *электроэнцефалограммы*.

Наряду с проекционными зонами, связанными с выполнением сенсорной и моторной ролей, в пределах теменной, височной и лобной долей расположены поля, составляющие *ассоциативную кору*, для нейронов которой свойственно отвечать на раздражения различной модальности и таким образом участвовать в интеграции сенсорной информации и в обеспечении связи между сенсорными и двигательными зонами коры. Они уча-

ствуют в оценке биологически значимой информации и в восприятии пространственных отношений окружающего мира, контролируют оценку мотивационного поведения и программирование сложных поведенческих актов.

Соматосенсорная и другие сенсорные зоны, мотосенсорные и сенсомоторные зоны коры организованы в элементарные функциональные единицы — колонки, в которых осуществляется переработка информации от рецепторов одной модальности. Каждая колонка состоит из нескольких микромодулей, объединяющих 5 (6) гнездообразно расположенных пирамидных, звездчатых, веретеновидных нейронов. Согласованная деятельность их и обеспечивает формирование полноценных программ действия, приспособительных реакций.

В целом кора больших полушарий совместно с подкорковыми образованиями осуществляет свою деятельность по принципу рефлекса. В отличие от других структурно-физиологических образований ЦНС осуществляет свою работу по принципу условного рефлекса, поэтому ее деятельность называется *условно-рефлекторной*, или *высшей нервной деятельностью*. Характерная особенность условных рефлексов заключается в том, что они образуются в течение индивидуальной жизни организма. Высшая нервная деятельность связана с явлениями психической жизни животных и человека, обеспечивает целесообразность поведения в меняющихся условиях: запоминание полезных признаков, способность приобретать жизненный опыт, обучение.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ СОМАТИЧЕСКИЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Периферический соматический отдел нервной системы обеспечивает осуществление ЦНС двигательных реакций. Соматические нервы образованы аксонами мотонейронов и аксоноподобными дендритами рецепторных нейронов, которые идут из ЦНС, спинномозговых и черепно-мозговых ганглиев к периферическим исполнительным органам не прерываясь; скорость проведения возбуждения большая и составляет 30...120 м/с.

Соматический отдел нервной системы представлен черепно-мозговыми и спинномозговыми нервами.

Черепно-мозговые нервы. От головного мозга отходят 12 пар нервов. Они являются смешанными; содержат аксоны нейронов головного мозга и рецепторные нейроны, или только первые, образующие эфферентные нервы, или только вторые, образующие афферентные нервы за счет своих отростков. Они включаются в рефлекторные дуги соматических и вегетативных рефлексов.

По черепно-мозговым нервам происходит передача программ действия к мышцам головы, внутренним органам, поступление

информации в ЦНС с рецепторов кожи головы, зрительных, слуховых, обонятельных и вкусовых рецепторов, интерорецепторов.

Спинномозговые нервы. Отходят симметричными парами по обе стороны спинного мозга. Через дорсальные корешки в спинной мозг входят аксоны рецепторных нейронов, через вентральные — выходят из спинного мозга аксоны двигательных нейронов; эти отростки, объединяясь, образуют спинномозговые нервы.

По спинномозговым нервам передается программа действия на мышцы туловища и конечностей, поступает информация в ЦНС с экстеро- и интерорецепторов.

ВЕГЕТАТИВНЫЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативный отдел нервной системы представлен парасимпатической, симпатической и метасимпатической (энтеральной) иннервацией, каждая из которых имеет ряд особенностей (рис. 18).

Вегетативная нервная система состоит из вегетативных нейронов, расположенных в среднем, продолговатом и спинном мозге, а также в ганглиях на периферии. Для нее характерен двухнейронный принцип образования.

Центральную часть вегетативной нервной системы составляют первые нейроны, расположенные в среднем, продолговатом и спинном мозге.

Периферическое звено парасимпатической и симпатической иннерваций представляет собой цепь из двух последовательно соединенных нейронов. Аксоны первых нейронов (нервные волокна) выходят из ЦНС и заканчиваются обязательно на вторых нейронах, объединенных в ганглии (узлы). Аксоны вторых нейронов идут к иннервируемому органу. Скорость проведения возбуждения по вегетативным нервным волокнам составляет 2...14 м/с.

К периферической части относят и *висцеральные афференты*, т.е. чувствительные нервные волокна, проходящие в составе блуждающих, языкоглоточных и чревных нервов. Тела нейронов, к которым идут эти волокна, располагаются в соответствующих ганглиях названных нервов и спинномозговых узлах.

Вегетативный отдел нервной системы обеспечивает регуляцию структурной организации и деятельности внутренних органов, сосудов, потовых желез, а также трофику (питание) всех структур, включая скелетные мышцы, рецепторов и самой нервной системы.

Высшие нервные центры вегетативного отдела нервной системы находятся в гипоталамусе: в передних ядрах — центры парасимпатической иннервации, в задних ядрах — центры симпатической иннервации.

Парасимпатическая иннервация. Образована парасимпатическими нейронами среднего, продолговатого мозга и крестцового от-

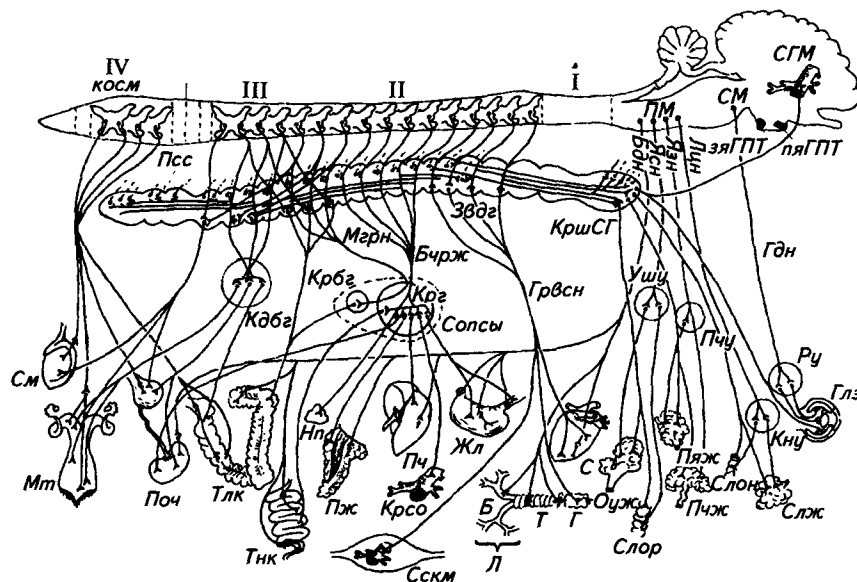


Рис. 18. Вегетативная нервная система (схема):

Парасимпатическая иннервация: пяГПТ — передние ядра гипоталамуса, высший центр парасимпатической иннервации; СМ — средний мозг; Ган — глазодвигательный нерв; Ру — ресничный узел; Глз — глаз; ПМ — продолговатый мозг; Лицн — лицевой нерв; Кну — клиновидный узел; Слж — слезные железы; Слон — слизистая оболочка носа; Язн — язычный нерв; Пчу — подчелюстной узел; Пчж — подчелюстная железа; Пяж — подъязычная железа; Ягн — языкоглоточный нерв; Ушу — ушной узел; Слор — слизистая оболочка рта; Оуж — околоушная железа; Бдн — блуждающий нерв; С — сердце; Г — гортань; Т — трахея; Б — бронхи; Л — легкие; Жл — желудок; Пч — печень; Пж — поджелудочная железа; Тнк — тонкий кишечник; Тлк — толстый кишечник; Поч — почки; КОСМ — крестцовый отдел спинного мозга; Тзн — тазовый нерв; Тлк — толстый кишечник; Мчп — мочевого пузыря; СМ — семенники; Мт — матка.

Симпатическая иннервация: зяГПТ — задние ядра гипоталамуса, высший центр симпатической иннервации; I — шейный отдел спинного мозга; II — грудной; III — поясничный; IV крестцовый; ПСС — пограничный симпатический ствол; КршСг — краниальный шейный симпатический ганглий; Глз — глаз; Слж — слезные железы; Слон — слизистая оболочка носа; Пчж — подчелюстная железа; Пяж — подъязычная железа; Слор — слизистая оболочка рта; Оуж — околоушная железа; Сгм — сосуды головного мозга; Зягд — звездчатый ганглий; Грвсн — грудной внутренностный симпатический нерв; С — сердце; Г — гортань; Сскм — сосуды скелетных мышц; Бчрн — большой чревной нерв; Мгрн — малый чревной нерв; Чрг — чревной ганглий; Крбг — краниальный брыжеечный ганглий; Солсп — солнечное сплетение; Крсо — кровеносные сосуды организма; Жл — пищевод и желудок; Пч — печень; Пж — поджелудочная железа; Нп — надпочечники; Поч — почки; Тнк — тонкий кишечник; Тлк — толстый кишечник; Кдбг — каудальный брыжеечный ганглий; Тлк — толстый кишечник; Поч — почки; Мчп — мочевого пузыря; СМ — семенники; Мт — матка.

дела спинного мозга, а также парасимпатическими нейронами ганглий, расположенных чаще в органах. Аксоны нейронов среднего мозга направляются к исполнительным органам в составе глазодвигательного нерва, продолговатого мозга — в составе лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов; крестцового отдела спинного мозга — в составе тазовых нервов. Они называются пре-

ганглионарными парасимпатическими волокнами. Ганглии лежат около органа или прямо в иннервируемом органе. Передача возбуждения с аксонов первых нейронов (преганглионарных волокон) на нейроны ганглий и с аксонов этих нейронов (постганглионарных волокон) на структуры органа осуществляется через синапсы с помощью медиатора *ацетилхолина*. Преганглионарное волокно длинное, так как идет от ЦНС до органа; постганглионарное — короткое.

Симпатическая иннервация. Образована симпатическими нейронами, расположенными в боковых рогах грудного и поясничного отделов спинного мозга (от 1-го грудного до 2...4-го поясничного), а также симпатическими нейронами ганглий, расположенными по обе стороны около грудных и поясничных позвонков (вертебральные ганглии) или вдали от позвонков (превертебральные ганглии: краниальный и каудальный шейные, звездчатый, чревной и краниальный брыжеечный, объединяются как солнечное сплетение, каудальный брыжеечный). Аксоны симпатических нейронов спинного мозга (преганглионарные волокна) направляются на периферию через вентральные корешки спинного мозга и оканчиваются на нейронах вертебральных или превертебральных узлов. Образуют пограничные симпатические стволы, идущие по вентральной поверхности позвонков. Аксоны нейронов этих узлов (постганглионарные волокна) идут к периферическим исполнительным органам и оканчиваются на них. Образуют крупные периферические симпатические нервы: грудные, внутренностные, малые и большие чревные, иннервирующие соответственно органы грудной и брюшной полостей, сосуды. Симпатические нервные волокна включаются и в соматические нервы, направляются к сосудам, мышцам, рецепторам кожи и мышцам. Передача возбуждения с преганглионарного волокна на постганглионарное осуществляется через синапсы с помощью медиатора *ацетилхолина* и *холинорецепторов*. Преганглионарные волокна короткие, постганглионарные длинные. Передача импульсов с постганглионарного волокна на орган осуществляется через синапсы с помощью медиатора *норадреналина* и *адренорецепторов*.

Метасимпатическая (энтеральная) иннервация. Большинство полых висцеральных органов (сердце, бронхи, мочевого пузыря, пищеварительный тракт, матка, желчный пузырь, желчные пути и др.) наряду с симпатической и парасимпатической иннервацией имеют собственный местный механизм регуляции в виде метасимпатической нервной системы. Метасимпатическая нервная система представлена интрамуральными ганглиями, залегающими в толще стенок полых органов, которые изолированы от окружающих тканей специальными барьерами.

Нейроны интрамуральных ганглий по физиологической роли делятся на чувствительные нейроны, интернейроны, эффекторные нейроны. Нейроны объединяются в рефлекторные дуги. Тела

нейронов имеют множество синапсов; отростки нервных клеток содержат большое количество пузырьков с медиаторами. Передача возбуждения в нейронах, составляющих ганглии метасимпатической системы, осуществляется посредством ацетилхолина и норадреналина. В синапсах постганглионарных волокон выделяются разнообразные вещества — ацетилхолин, норадреналин, АТФ, аденозин, серотонин, дофамин, адреналин, гистамин и др. Однако главная роль в передаче возбуждения в метасимпатической системе принадлежит АТФ и аденозину. Воспринимающие АТФ и аденозин рецепторы называются *пуринергическими*.

Метасимпатическая нервная система иннервирует только внутренние органы.

ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО ОТДЕЛА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативный отдел нервной системы осуществляет свою деятельность по принципу безусловных и условных вегетативных рефлексов.

Афферентный путь рефлекторной дуги вегетативного рефлекса представлен висцеральными (висцеральные афференты) и соматическими нервными волокнами. Вегетативные нервные центры заложены в спинном и продолговатом мозге, высшие центры — в гипоталамусе. Эфферентный путь — периферическое звено вегетативной нервной системы (рис. 19).

Число вегетативных рефлексов очень велико и они разнообразны: висцеро-висцеральные, висцеро-кутанные, кутанно-висцеральные рефлексы, висцеро-соматические.

В и с ц е р о - в и с ц е р а л ь н ы е — это рефлексы с рецепторов внутренних органов на эти же или другие внутренние органы; **в и с ц е р о - к у т а н н ы е** — рефлексы с рецепторов внутренних органов на сосуды и другие структуры кожи (рис. 20); **к у т а н н о - в и с ц е р а л ь н ы е** — рефлексы с рецепторов кожи на сосуды и другие структуры внутренних органов.

Через вегетативные нервные волокна осуществляются сосудистые, трофические и функциональные влияния на органы. **С о с у д и с т ы е** влияния определяют просвет сосудов, давление крови, кровоток; **т р о ф и ч е с к и е** — проявляются в изменении проницаемости мембран клеток и активности ферментов, обмена веществ в тканях и органах; **ф у н к ц и о н а л ь н ы е** — пусковые, коррегирующие, стимулирующие и тормозящие деятельность органов.

Симпатическая иннервация универсальна, так как иннервирует ткани всех органов и кровеносные сосуды скелетных мышц. Парасимпатическая система иннервирует мышцы глаз, слюнные железы, мышцы языка, трахеи и бронхов, легкие, все органы пи-

Рис. 19. Принципиальная схема дуги вегетативного рефлекса:

1 — спинной мозг; 2 — чувствительный нейрон; 3 — спинномозговой ганглий; 4 — дорсальный корешок; 5 — преганглионарный нейрон дуги вегетативного рефлекса; 6 — вентральный корешок; 7 — преганглионарное нервное волокно; 8 — симпатический паравerteбральный ганглий (узел симпатического ствола); 9 — белая соединительная ветвь; 10 — двигательный (постганглионарный) нейрон вегетативного рефлекса; 11 — соматический нерв; 12 — постганглионарное нервное волокно; 13 — серая соединительная ветвь; 14 — висцеральная ветвь; 15 — симпатический превертебральный ганглий (узел брыжеечного сплетения); 16 — кишка; 17 — эффекторный нейрон функционального модуля метасимпатической нервной системы; 18 — функциональный модуль метасимпатической нервной системы; 19 — интернейрон функционального модуля; 20 — чувствительный нейрон функционального модуля

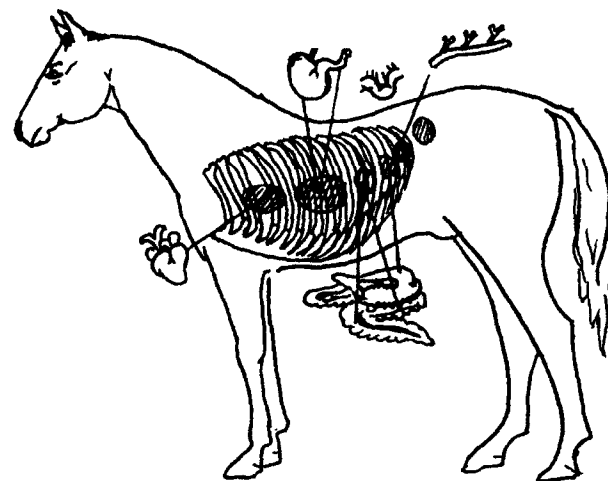
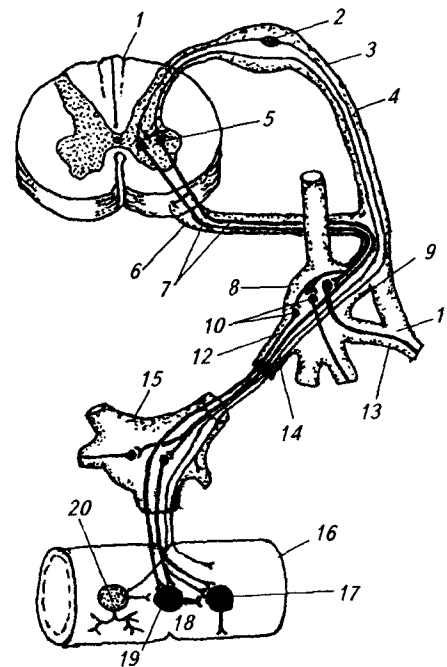


Рис. 20. Висцеро-кутанные рефлексы с рецепторов внутренних органов на сосуды и другие структуры кожи: проявляются в повышении тактильной и болевой чувствительности в зонах Захарьина-Хеда

щеварения, сердце, почки, мочевой пузырь и мочеточники и другие внутренние органы, некоторые кровеносные сосуды (языка, подчелюстной железы, пещеристых тел полового члена). Метасимпатическая нервная система иннервирует только внутренние органы.

Симпатические нервные волокна стимулируют работу сердца (учащают и усиливают сокращения), секреторную деятельность потовых желез, обмен веществ в мышцах, суживают кровеносные сосуды, совместно с парасимпатической иннервацией обеспечивают деятельность пищеварительного аппарата (ослабляют сокоотделение и тормозят моторику), расширяют зрачки, расслабляют стенку мочевого пузыря и др. Деятельность ее активируется при действии на организм неблагоприятных факторов.

Парасимпатические нервные волокна совместно с симпатическими обеспечивают оптимальную деятельность органов, которые они иннервируют, при стрессовых воздействиях оказывают чаще влияния, противоположные действию симпатической нервной системы.

Метасимпатическая нервная система программирует и координирует двигательную, секреторную и всасывательную активность органов, активность местных эндокринных элементов и локальный кровоток. Она определяет способности органов ритмически сокращаться с определенной частотой и амплитудой без воздействия извне под влиянием метаболических изменений в самом органе. Координация ее деятельности (как симпатической и парасимпатической систем) осуществляется надсегментарными центрами и в меньшей степени зависит от ЦНС, так как не имеет синаптических контактов с эфферентной частью соматической нервной системы.

Таким образом, вегетативная нервная система обеспечивает регуляцию деятельности внутренних органов, приспособление уровня обмена веществ и энергии к потребностям органов.

Глава IV СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Приспособление деятельности органов и организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды может осуществляться только в том случае, если эти изменения будут восприниматься и оцениваться. Восприятие изменений условий внешней и внутренней среды рецепторами и передача информации в ЦНС,

восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий головного мозга называется *рецепцией*. Рецепция осуществляется определенными структурными образованиями — *сенсорными системами* (анализаторами).

Сенсорная система (анализатор) — это совокупность рецепторов и нейронов, обеспечивающих восприятие раздражителей (изменений условий внешней и внутренней среды) и проведение импульсов (информации) с рецепторов в ЦНС, а также сенсорные (чувствительные) нейроны коры больших полушарий головного мозга, воспринимающие эту информацию. Сенсорная система состоит из трех звеньев: рецептор, афферентный проводник и сенсорные нейроны коры (сенсорная зона).

Рецепторами служат воспринимающие раздражители нервные окончания или специализированные клетки, или специализированные органы. Рецепторы очень разнообразны. Им присущи определенные свойства: высокая возбудимость (чувствительность); высокая приспособляемость (адаптация); кодирование информации; специфичность и др.

Рецепторные процессы на животных изучают методом условных рефлексов, электрофизиологическим, морфологическим и биохимическим методами.

Рецептор составляет первое звено сенсорной системы, воспринимающее изменения внешней или внутренней среды. Второе звено — рецепторный нейрон, или афферентный проводник, — проводит информацию от рецепторов в ЦНС. Третье звено — корковое звено, сенсорные нейроны коры — воспринимает информацию.

Рецепторы и рецепции разнообразны. Их подразделяют на две большие группы: внутренние (интерорецепторы и интерорецепция) и внешние (экстерорецепторы и экстерорецепция).

ИНТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Интерорецепция осуществляется с различных специальных интерорецепторов. Она обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий внутренней среды (состояния внутренних органов, мышц, суставов, сухожилий и фасций, положения тела и отдельных его частей в пространстве).

Интерорецепция включает в себя три вида рецепций: висцерорецепция, проприорецепция и вестибулорецепция.

Висцерорецепция. Это восприятие висцерорецепторами, расположенными в сосудах и внутренних органах, изменений состава и свойств внутренней среды и состояния внутренних органов, передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий. К висцерорецепторам относятся *механорецепторы, хеморецепторы, осморецепторы, барорецепторы, волюморецепторы* и др.

Висцерорецепция участвует в регуляции деятельности внутренних органов, обеспечивая тонкое и быстрое приспособление их функции к условиям, складывающимся в этих органах в каждый данный момент, поддержание гомеостаза.

Механорецепторы воспринимают изменения давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие; хеморецепторы — химизма органов и тканей; осморецепторы — осмотического давления; волюморецепторы — объема циркулирующей крови; терморецепторы — изменения температуры.

Проприорецепция, или мышечно-суставная рецепция. Это восприятие проприорецепторами изменений положения тела и его частей в пространстве и состояния мышц, передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий. Благодаря проприорецепции обеспечивается постоянный тонус мышц, сохраняется поза и совершаются движения. Она обеспечивается *проприорецепторами*, находящимися среди мышечных волокон (*мышечные веретёна*), в сухожилиях (*тельца Гольджи*) и фасциях (*Пачиниевы тельца*) (рис. 21). Эти рецепторы реагируют на изменение состояния мышц и сухожилий, положения конечностей, суставов, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата.

Вестибулорецепция. Это восприятие положения головы и тела в пространстве, ускорение или замедление движения *вестибулорецепторами*, находящимися в трех полукружных каналах лабиринта пирамиды височной кости и отолитовом аппарате в преддверии улитки, передача информации в ЦНС и восприятие этой информации нейронами коры больших полушарий (рис. 22).

Эта рецепция обеспечивает перераспределение тонуса скелетных мышц, сохранность равновесия, естественную позу, переход из неестественного в естественное положение.

Рис. 21. Мышечное веретено:

1 — проксимальный конец интрафузального мышечного волокна, прикрепленного к волокну скелетной мышцы; 2 — дистальный конец этого волокна; 3 — ядерная сумка; 4 — афферентные волокна; 5 — гамма-эфферентные волокна; 6 — моторное волокно, идущее к скелетной мышце

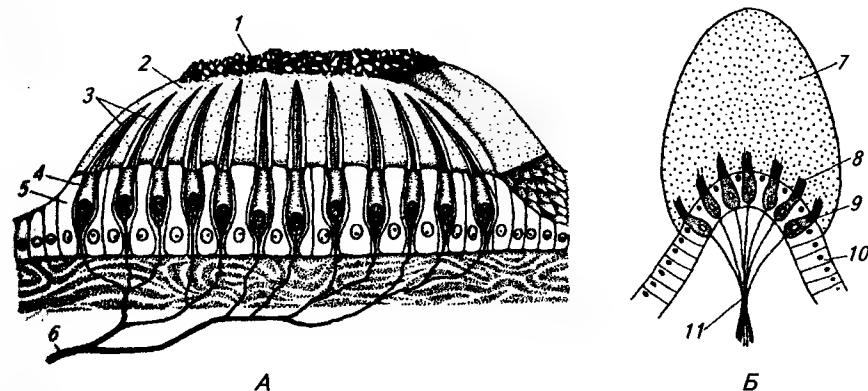
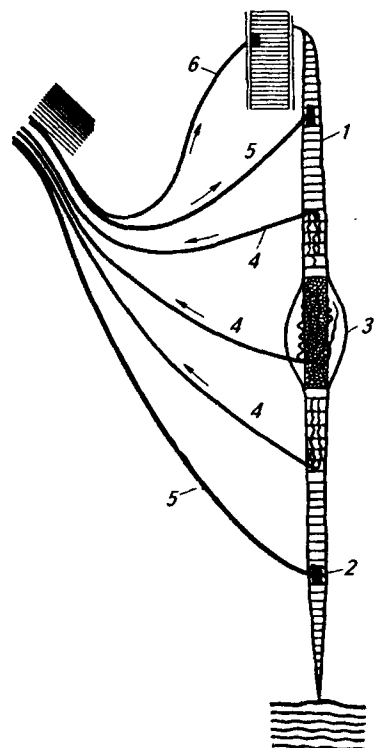


Рис. 22. Вестибулярные рецепторы: в отолитовом аппарате преддверия улитки (А), в трех полукружных каналах височной кости (Б):

1 — отолиты; 2 — желеобразная (студенистая) масса; 3 — волоски механорецепторов; 4 — рецепторные клетки (механорецепторы); 5 — опорные клетки; 6 — нервные волокна вестибулярного нерва; 7 — эндолимфа; 8 — волоски рецепторных клеток; 9 — волосковые рецепторные клетки; 10 — опорные клетки; 11 — нервные волокна вестибулярного нерва

Отолитовый аппарат (мешочки, заполненные эндолимфой, которые выстланы изнутри механорецепторами, чьи волоски входят в желеобразную массу с кристаллами органических солей диоксида кальция — отолитами) сигнализирует о положении головы, ускорении и замедлении прямолинейного движения.

Полукружные каналы височной кости открыты обоими концами в овальный мешочек. На одном конце каждый канал имеет вздутие — ампулу, где находятся волосковые рецепторы. Они сигнализируют о движениях (положении) головы и туловища, возбуждаясь при изменении положения головы, ускорении или замедлении движения, сопровождающихся смещением эндолимфы полукружных каналов и отолитов, которое вызывает деформацию волосков рецепторных клеток, их возбуждение.

ЭКСТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Экстерорецепция осуществляется различными специальными рецепторами, сенсорными системами. Она обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий внешней среды. Экстерорецепцию подразделяют на 8 видов: болевая и температурная, прикосновения и давления, вкусовая, обонятельная, слуховая и зрительная рецепции (рис. 23).

Болевая рецепция. Это восприятие болевыми рецепторами болевых раздражений, передача информации в ЦНС и восприятие ее

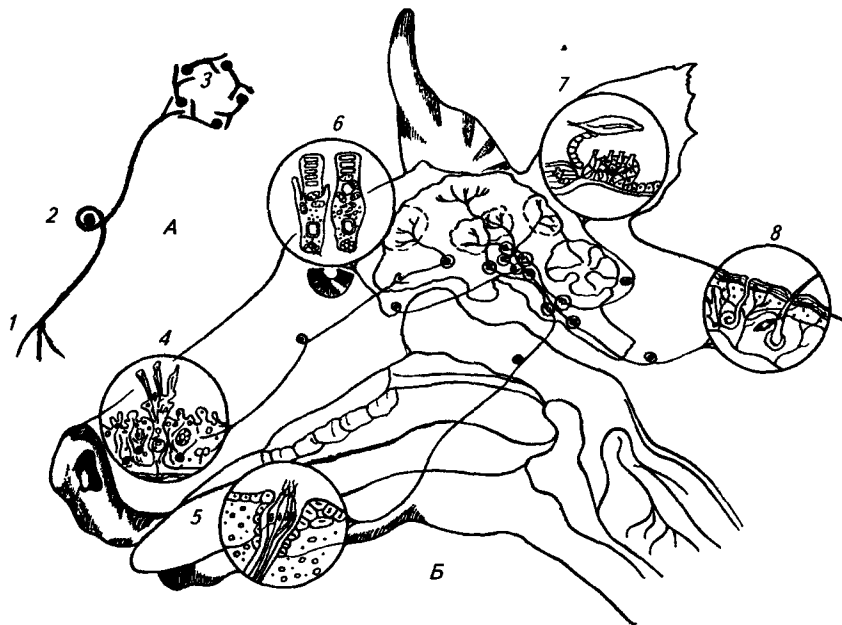


Рис. 23. Экстерорецепторные сенсорные системы (анализаторы):

А — схема анализатора: 1 — рецептор; 2 — афферентный проводник; 3 — сенсорные нейроны коры больших полушарий; Б — анализаторы: 4 — обонятельные рецепторы (нервные клетки с ресничками); 5 — вкусовые рецепторы (вкусовые почки); 6 — зрительные рецепторы (палочки и колбочки); 7 — слуховые рецепторы (Кортиев орган); 8 — кожные рецепторы: болевые — голые нервные окончания; тепла — тельца Руффини; холода — колбочки Краузе; прикосновения — Мейснеровы тельца; давления — тельца Пачини

сенсорными нейронами коры больших полушарий. Болевые рецепторы — свободные нервные окончания с высоким порогом возбудимости — расположены в коже, роговице глаза, слизистых оболочках. Они воспринимают действие чрезмерных раздражителей. Болевые рецепторы чаще всего *голые нервные окончания*, но к ним относятся и все другие рецепторы, когда на них действуют естественные раздражители чрезвычайной силы (сильный звук, яркий свет и др.). Эта рецепция обеспечивает целый ряд соматических и вегетативных приспособительных реакций, связанных с защитой и повышением сопротивляемости организма, но могут привести и к вторичным грозным патологическим эффектам, например к шоку. Чаще отмечается повышение мышечного тонуса, частоты сердечных сокращений и дыхания, повышения кровяного давления.

Температурная рецепция. Это восприятие рецепторами тепла (тельца Руффини) и холода (колбочки Краузе) изменений температуры окружающей и внутренней среды, передача информации в

ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы расположены в коже, в слизистых оболочках, роговой оболочке глаза, гипоталамусе. Они воспринимают отклонения температуры от оптимальных, комфортных величин. Рецепторы холода расположены поверхностно (0,17 мм), а тепла — глубоко (0,3 мм) в коже. Рецепция обеспечивает реакции организма на повышение и понижение температуры окружающей среды, сопровождающиеся изменением обмена веществ и энергии, увеличением или уменьшением поверхности тела, расширением или сужением кровеносных сосудов кожи, увеличением или уменьшением образования и отдачи тепла, поддержанием постоянства температуры тела.

Рецепция прикосновения. Это восприятие рецепторами прикосновения (Мейснеровы тельца и Меркелевы диски) предметов, которые прикасаются, передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы прикосновения расположены в коже, слизистых языка, губ и носа (у животных на морде есть специальные осязательные волоски — *вибриссы*). Эта рецепция обеспечивает приспособительные реакции в виде движения кожи, различных движений головы, конечностей в целях устранения или избежания действия раздражителя и другие защитные реакции организма.

Рецепция давления. Это восприятие рецепторами давления (тельца Пачини) раздражителей, которые вызывают деформацию кожи, передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы давления расположены в глубине кожи губ, носа, спины, живота, шеи и других участков тела. Рецепторы давления отличаются от других свойством более высокой адаптации. Эта рецепция обеспечивает защитные двигательные реакции.

Вкусовая рецепция. Это восприятие вкусовыми хеморецепторами вкусовых раздражителей, передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Вкусовые хеморецепторы — это колбовидной формы клетки, имеющие на апикальном конце микроворсинки (30...40). Они объединяются с опорными клетками во вкусовые почки, которые располагаются в сосочках языка, на задней стенке глотки, мягком нёбе и надгортаннике. Количество их исчисляется миллионами (у собак свыше 200 млн). Рецепторные клетки вкусовых почек не достигают поверхности слизистой оболочки языка. Вкусовые почки соединены с поверхностью слизистой оболочки через вкусовые поры, поэтому только после растворения вещество проникает через поры и воспринимается рецепторами. Вкусовые рецепторы воспринимают четыре основных вида раздражителей (вкуса): сладкое, кислое, горькое и соленое.

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвергания пищи. В естественных условиях вкусовые ощущения комбинируются с обонятельными, тактильными и температурными.

Вкусовая рецепция обеспечивает вкусовые ощущения и за счет этого осуществление большого ряда пищевых рефлексов, вызывает образование и выделение слюны, желудочного и других пищеварительных соков, сокращение желудка и кишечника.

Обонятельная рецепция. Это восприятие обонятельными хеморецепторами пахучего вещества (запаха), передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Обонятельные рецепторы — это биполярные нервные клетки с ресничками, расположенные в слизистой оболочке верхних половин носовых раковин между опорными клетками. За счет ресничек создается большая поверхность обоняния. Обонятельные реснички погружены в жидкую среду, вырабатываемую боуменовыми железами. Рецепторы высоковозбудимы. Интенсивность обоняния зависит от структуры пахучего вещества, концентрации его в воздухе, скорости тока воздуха через носовые ходы, функционального состояния рецепторов обоняния. Молекулы пахучего вещества адсорбируются на мембране рецептора, взаимодействуют со специализированными белками мембраны, изменяя ее проницаемость. Это ведет к генерации потенциала. Каждый обонятельный рецептор воспринимает несколько пахучих веществ. Один рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества. Возбуждение 40 рецепторных клеток обеспечивает возникновение ощущений. Считают, что основных запахов семь: камфорный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый, гнилостный и множество их комбинаций. Обонятельная рецепция обеспечивает целый ряд приспособительных реакций: пищевых, половых, оборонительных и исследовательских.

Слуховая рецепция. Это восприятие слуховыми рецепторами слуховых раздражений (звука), передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры.

Слуховые рецепторы — специальные волосковые клетки, объединенные в кортиева орган. Кортиев орган расположен в средней части улитки (внутреннем ухе) на основной мембране. Над кортиевым органом находится покровная пластинка. Слуховая рецепция связана также с деятельностью вспомогательного аппарата. Кортиев орган и вспомогательный аппарат вместе образуют орган слуха, называемый ухом.

Ухо состоит из наружного уха (ушная раковина, наружный слуховой проход), среднего уха (барабанная перепонка и ряд косточек) и внутреннего (улитка). Каждый структурный компонент уха играет свою роль, что и обеспечивает восприятие звука.

Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Косточки — молоточек, наковальня, чечевичкообразная косточка и стремечко передают эти колебания на мембрану овального окна улитки, мембрана то вдавливается, то оттягивается назад, вызывая колебания жидкости внутреннего уха. Улитка имеет три канала, образован-

ных вестибулярной и базальной мембранами: верхний, средний, нижний. Колебания мембраны овального окна улитки передаются на перилимфу верхнего и нижнего каналов. Колебания перилимфы передаются на эндолимфу среднего канала, на базальной мембране которого располагаются волосковые клетки. Колебания жидкости вызывают колебания слуховых рецепторов, волоски их касаются покровной пластинки, деформируются, в связи с чем возникают потенциалы (возбуждение), которые передаются на слуховой нерв и в сенсорную зону. Сенсорные слуховые нейроны расположены в височных долях мозга. Слуховая рецепция обеспечивает пищевые, половые, оборонительные и другие поведенческие приспособительные реакции, пространственную ориентацию.

Зрительная рецепция. Это восприятие зрительными рецепторами световых раздражений (света, цвета, предметов, перемещения их), передача информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры.

Зрительные рецепторы — это специальные клетки, называемые «палочки» и «колбочки», расположенные в сетчатке глаза. Зрительных рецепторов миллионы. Зрительная рецепция связана с деятельностью вспомогательных приспособлений, которые вместе со зрительными рецепторами формируют орган зрения, называемый глазом (рис. 24). Вспомогательные системы глаза — это оптическая система и защитный аппарат глаза.

Оптическая система глаза включает в себя роговицу, зрачок, хрусталик, стекловидное тело, переднюю и заднюю камеры. Она обеспечивает дозирование светового потока на сетчатку глаза, а также преломление световых потоков, идущих от предметов, и изображение этих предметов на сетчатке в уменьшенном и обратном виде. Изменение размеров зрачка и кривизны хрусталика обеспечивает приспособление преломляющей силы оптической системы для ясного видения разно удаленных предметов (аккомодация). В зрительном восприятии важную роль играют движения глаз и головы — «сканирование».

Свет, воспринимаемый животными, представляет собой электромагнитное излучение в диапазоне 400...750 нм.

Основу зрения составляет восприятие контраста между светлым и темным. *Контрастом* называется разность в интенсивности света, отраженного от прилегающих друг к другу поверхностей. В зрительном восприятии важную роль играют движения головы и глаз (обзор, сканирование, осмотр).

Зрительные рецепторы воспринимают зрительные раздражения, что сопровождается химическими превращениями находящегося в них родопсина, который распадается на белок опсин и ретинен под действием света. Синтез новых молекул родопсина связан с использованием новых молекул витамина А. Палочки обеспечивают восприятие света в сумерках, а колбочки — зрение в

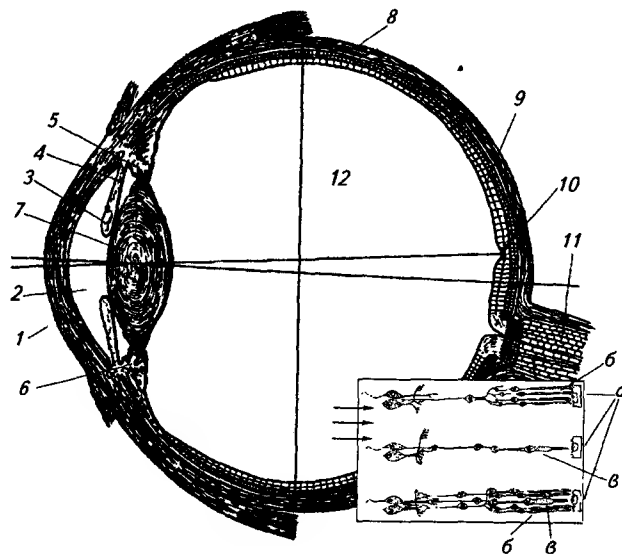


Рис. 24. Схема строения глаза:

оптическая система глаза и зрительные рецепторы: 1 — роговица; 2 — передняя камера; 3 — радужная оболочка; 4 — задняя камера; 5 — циннова связка; 6 — ресничная мышца; 7 — хрусталик; 8 — склера; 9 — сетчатка; 10 — центральная ямка; 11 — зрительный нерв; 12 — стекловидное тело; зрительные рецепторы сетчатки: а — пигментный эпителий; б — палочки; в — колбочки

дневное время суток. Фотохимическая реакция зрительного пигмента при действии света сопровождается возбуждением зрительных рецепторов, потоком импульсов в зрительном нерве.

Защитный аппарат глаза составляют веки, железы по краям век, выделяющие глазную смазку, слезные железы.

Глава V

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Высшая нервная деятельность — это совместная деятельность коры больших полушарий и подкорковых образований, которая обеспечивает более быстрое, тонкое, совершенное приспособле-

ние поведения, состояния и деятельности всех органов животных к меняющимся условиям внешней и внутренней среды. Высшая нервная деятельность осуществляется по принципу условного рефлекса и называется еще *условно-рефлекторной* деятельностью.

Впервые идею о рефлекторной деятельности головного мозга выдвинул русский физиолог И. М. Сеченов. Его идеи были развиты и экспериментально доказаны академиком И. П. Павловым. Что же следует понимать под условным и безусловным рефлексом?

Безусловные рефлексы — это рефлексы врожденные, передающиеся по наследству. Осуществляются они по врожденным нервным путям. Раздражители, вызывающие безусловный рефлекс, называются *безусловными*.

Условные рефлексы — это рефлексы, приобретенные в процессе индивидуальной жизни человека или животного. Осуществляются они с участием коры больших полушарий после образования временной связи между той или иной сенсорной зоной и корковыми нейронами центров рефлекторных дуг безусловных рефлексов в результате многократного сочетания действия пока безразличных (условных) раздражителей с действием безусловных раздражителей, вызывающих безусловный рефлекс. Условные рефлексы образуются на основе безусловных. Раздражители, вызывающие условный рефлекс, называется *условными*.

ОБРАЗОВАНИЕ И ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Условия образования условных рефлексов. Для образования условных рефлексов необходимо соблюдение следующих условий.

1. Одновременное действие на организм условного и безусловного раздражителей.

2. Начало действия условного раздражителя должно предшествовать действию безусловного раздражителя за 5...30 с.

3. Условный раздражитель должен быть слабее безусловного раздражителя.

4. Одновременное действие условного и безусловного раздражителей должно повторяться несколько раз (не менее 5 раз).

Механизм образования условных рефлексов. В основе образования условного рефлекса лежит образование временной связи между сенсорными и моторными нейронами коры, входящими в состав центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса. Сенсорные нейроны воспринимают информацию о действии условного раздражителя, а моторные нейроны — безусловного.

Схематично принцип образования условных рефлексов сводится к следующему (рис. 25):

при действии условного раздражителя (свет, звук и др.) в сенсорной, чувствительной, зоне коры возникает очаг возбуждения;

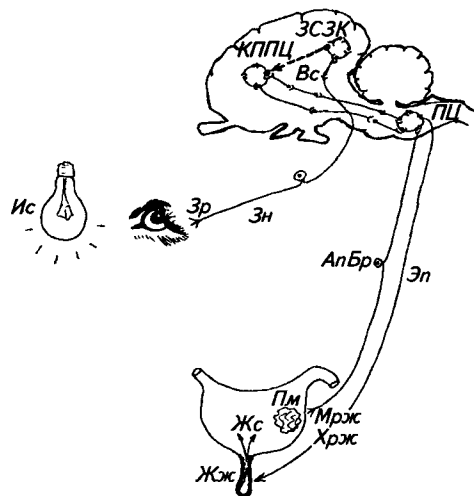


Рис. 25. Высшая нервная деятельность. Схема образования условного рефлекса:

Ис — источник света (свет), является условным раздражителем; Зр — зрительные рецепторы; Зн — зрительный нерв; ЗСЗК — зрительная сенсорная зона коры больших полушарий (зрительные сенсорные нейроны коры); Пм — пищевые массы в желудке, являются безусловным раздражителем; Мрж — механорецепторы слизистой оболочки желудка; Хрж — хеморецепторы слизистой оболочки желудка; АнБр — афферентный путь безусловного рефлекса; ПЦ — пищевой центр (безусловно-рефлекторный нервный центр образования желудочного сока); Эп — эфферентный путь безусловного рефлекса; Жж — желудочная железа; Жс — желудочный сок; КППЦ — корковый представитель пищевого центра (моторные нейроны коры); Вс — временная связь; связь между той или иной сенсорной зоной, в зависимости от того, какие рецепторы воспринимают условный раздражитель, и нейронами моторной зоны, связанная с обеспечением проявляемого в данный момент безусловного рефлекса; временная связь может замыкаться через кору, подкорковые образования (таламус) и путем связи в одном нейроне коры с химическим взаимодействием в молекулярных организациях аксоплазмы

занными с обеспечением проявляемого в данный момент безусловного рефлекса; временная связь может замыкаться через кору, подкорковые образования (таламус) и путем связи в одном нейроне коры с химическим взаимодействием в молекулярных организациях аксоплазмы

последующее действие безусловного раздражителя сопровождается возникновением второго очага возбуждения, но уже в моторной зоне коры (известно, что каждый нервный центр рефлекторной дуги безусловного рефлекса имеет свое представительство в коре больших полушарий). Центр рефлекторной дуги безусловного рефлекса, возбуждающийся сильнее, наводит на себя возбуждение сенсорной зоны. В результате многократного наведения возбуждения между этими двумя очагами возбуждения устанавливается *временная связь* и они начинают действовать как одно целое (центр рефлекторной дуги условного рефлекса);

временная связь может образоваться и в пределах одного нейрона благодаря широким синаптическим связям и биохимическим преобразованиям в нейроне;

образовавшаяся связь становится более прочной после нескольких сочетаний раздражителей;

в результате только действие условного раздражителя вызывает возникновение возбуждения в обоих очагах и ответную реакцию, соответствующую безусловному рефлексу.

Образовавшаяся рефлекторная реакция и есть **у с л о в н ы й ре ф л е к с**.

Условные рефлексы имеют большое биологическое значение. Они обеспечивают заблаговременное приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды. По условным раздражителям животное может найти воду, пищу, заблаговременно

скрыться от возможных опасностей или предотвратить воздействие неблагоприятных факторов.

Условно-рефлекторная деятельность животных в значительной степени обеспечивает их поведение.

Торможение условных рефлексов. Условные рефлексы при утрате условий, вызвавших их образование, исчезают. В основе их исчезновения лежит развитие процесса торможения в коре больших полушарий и в центральном звене рефлекторной дуги условного рефлекса. Различают два вида торможения условных рефлексов: внешнее и внутреннее.

Внешнее торможение условного рефлекса возникает в результате действия на организм нового раздражителя, не связанного с данным условным рефлексом. Как результат в коре при этом возникает очаг возбуждения, который наводит процесс торможения на центр рефлекторной дуги условного рефлекса. Условный рефлекс на действие условного раздражителя не проявляется.

Различают два вида этого торможения: внешнее безусловное и запредельное условное. *Внешнее безусловное* — вид торможения, возникающий при действии на организм сильных безусловных раздражителей, вызывающих сильное возбуждение другого коркового представителя безусловного рефлекса. *Запредельное условное* — вид торможения, возникающий при действии на организм условного раздражителя чрезмерной силы. Ответная реакция на него превосходит естественные возможности нейронов коры больших полушарий. В коре возникает охранительное торможение, которое защищает ее нейроны от гибели.

Внутреннее торможение условного рефлекса развивается постепенно, и причина его лежит в пределах рефлекторной дуги условного рефлекса. Различают несколько видов внутреннего торможения: угасание, дифференцировка, запаздывание, **условный тормоз**. Непременным условием внутреннего торможения является неподкрепление действия условного раздражителя действием безусловного.

Угасание — вид торможения, возникающий при условии, когда действие условного раздражителя длительное время не подкрепляется действием безусловного раздражителя.

Дифференцировка — вид торможения, возникающий тогда, когда вместо условного раздражителя, на который выработан условный рефлекс, действует новый условный раздражитель, близкий по характеристикам к первому, но на его действие не был выработан условный рефлекс.

Запаздывание — вид торможения, возникающий при образовании условного рефлекса на условный раздражитель, действие которого подкрепляет действие безусловного раздражителя через значительный отрезок времени. Образуется условный рефлекс, но проявляется он на действие условного раздражителя только через

такое время, на которое задерживали действие безусловного раздражителя. Задержка проявления условного рефлекса связана с торможением в нервном центре в течение этого времени.

Условный тормоз — вид торможения, возникающий в тех случаях, когда с действием условного раздражителя сочетается еще один новый условный раздражитель и в таком сочетании их действие не подкрепляется действием безусловного раздражителя. Условный рефлекс через некоторое время на действие этих раздражителей исчезает.

Динамический стереотип. У животных высшая нервная деятельность осуществляется по принципу динамического стереотипа. **Динамический стереотип** — зафиксированная система из условных и безусловных рефлексов, протекающая в определенной последовательности в течение суток; лежит в основе определенной системы поведения животных.

ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

У разных животных высшая нервная деятельность (ВНД) имеет свои особенности, которые связаны с особенностями нервных процессов в коре больших полушарий, их силой, уравновешенностью и подвижностью, той или иной совокупностью этих особенностей, т. е. зависят от индивидуальных свойств нервной системы.

В коре больших полушарий различают два нервных процесса: возбуждение и торможение. Та или иная совокупность индивидуальных особенностей корковых процессов возбуждения и торможения, переданных животному по наследству и приобретенных им в процессе индивидуальной жизни, называется *типом*. Тип высшей нервной деятельности во многом и определяет особенности поведения животного, его функциональные возможности.

И. П. Павлов классифицировал четыре основных типа ВНД, взяв за основу сочетание силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов (цв. рис. III).

1. Сильный неуравновешенный, или возбудимый.
2. Сильный уравновешенный подвижный.
3. Сильный уравновешенный инертный.
4. Слабый.

Кроме этих типов у животных много переходных вариаций. Методики определения типов высшей нервной деятельности разные, чаще используют двигательно-оборонительные, двигательнo-пищевые и др.

У животных сильного неуравновешенного, или возбудимого, типа сильные процессы возбуждения и торможения с преобладанием возбуждения над торможением. Когда требуется значительное напряжение тормозного процесса, отмечается срыв. Животные этого типа характеризуются агрессивностью.

У животных сильного уравновешенного подвижного типа большая сила процессов возбуждения и торможения, по силе они равны. Смена процесса возбуждения и процесса торможения происходит быстро, и наоборот. Внешне это проявляется в большей подвижности, в быстрых приспособительных реакциях, в выраженных реакциях на новые условия, в большей стабильности физиологических констант, более высокой продуктивности.

Сильный уравновешенный инертный тип характеризуется большой силой процессов возбуждения и торможения, их уравновешенностью, медленной сменой процесса возбуждения на процесс торможения. Внешне это проявляется в спокойном поведении животного, большей стабильности физиологических констант, хорошей продуктивности.

Животные слабого типа характеризуются малой силой процессов возбуждения и торможения, непостоянством степени уравновешенности и подвижности. Внешне это проявляется в трусливости, низкой продуктивности.

ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Высшая нервная деятельность человека по сравнению с животными имеет важные качественные особенности. Главное отличие связано с мыслительной деятельностью, речевым общением. На основе этого и создано И. П. Павловым учение о первой и второй сигнальных системах.

Кора больших полушарий обладает свойством воспринимать раздражения (сигналы) внешнего мира. Структуры и процессы, связанные с восприятием непосредственных сигналов раздражителей и осуществлением ответных реакций на них, получили название *первая сигнальная система*. Она присуща человеку и животным.

Наряду с первой сигнальной системой человеку присуще новое свойство коры, *вторая сигнальная система*, которое было выработано им в процессе эволюции — воспринимать и обеспечивать реакции на вторые сигналы безусловных раздражителей. Вторыми сигналами являются слова, которые характеризуют данный раздражитель. Например, огонь — безусловный раздражитель, вид огня — первый сигнал раздражителя, слово «огонь» — второй сигнал раздражителя, т. е. сигнал сигнала. Речь отражает окружающую действительность посредством обобщающих отвлеченных понятий, выраженных словами. Вторая сигнальная система обобщает сигнализацию от первой, охватывает все физиологические структуры мозга и не имеет ограниченной локализации.

Обе сигнальные системы мозга человека действуют в неразрывной связи, что накладывает отпечаток на все его реакции, человек проявляет исключительную способность к разумному планированию своей деятельности.

Глава VI

ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ. ГОРМОНЫ

Физиологические функции организма регулируются не только нервной системой. Передача информации к органам организма от центральной нервной системы осуществляется и с помощью специальных веществ (гормонов), которые выделяются органами, называемыми *железами внутренней секреции*. Свое влияние на железы внутренней секреции ЦНС оказывает непосредственно, через нервы, идущие к ним, и через гипоталамус. В гипоталамусе располагаются центр регуляции и специальные нейроны, продуцирующие посредники — *либерины*.

Железы внутренней секреции. Это специальные железистые органы, не имеющие выводных протоков и выделяющие свой секрет, называемый *гормоном*, непосредственно в кровь, которая протекает по пронизывающим ткань железы капиллярам.

В организме различают следующие железы внутренней секреции: гипоталамус, гипофиз, эпифиз, щитовидная железа, околощитовидные железы, поджелудочная железа (ее островковый аппарат), надпочечники, яичники и семенники, желтое тело, плацента, вилочковая (зобная) железа. Инкреторная деятельность свойственна также и многим органам организма, так как в них есть отдельные специальные клетки, инкретирующие биологически активные вещества типа гормонов (тканевые гормоны). Совокупность этих эндокринных клеток образует диффузную эндокринную систему.

Каждая железа внутренней секреции синтезирует и выделяет в кровь свои специфические гормоны, которые разносятся по организму, поступают к органам и осуществляют свое действие — усиление или угнетение функции, пролиферации, дифференциации, обмена веществ и энергии. Для обеспечения приспособительного эффекта нужна определенная, оптимальная на данный момент концентрация гормона в крови. Определенная

концентрация гормонов в крови поддерживается благодаря информации, поступающей с рецепторов сосудов и тканей по каналам обратной связи в центр регуляции деятельности желез внутренней секреции, расположенный в гипоталамусе.

Специальные рецепторы воспринимают меньшие и большие концентрации гормона, информация поступает в гипоталамус, здесь формируется программа действия. Она к одним железам поступает по эфферентным нервным волокнам, к другим — с участием нейросекретов: либеринов или статинов, которые через местную кровеносную систему поступают в гипофиз, здесь образуются тропные гормоны, поступающие в общий кровоток к соответствующим железам, где и вызывают приспособление скорости синтеза и выделения гормона согласно потребностям.

Складывающиеся на определенный период фактические оптимальные концентрации отдельных гормонов в крови животного называются *гормональным статусом*.

Гормоны. Это органические соединения, обладающие высокой биологической активностью. Их вырабатывают секреторные клетки. Хранятся они в гранулах — внутриклеточных органеллах, отделенных от цитоплазмы мембраной. В гранулах содержится большое количество молекул гормона, погруженных в белковый матрикс. По химическому строению различают гормоны *белково-производные* (производные белков, полипептидов, аминокислот) и *стероидные* (производные холестерина). Например, к стероидным относят все гормоны коры надпочечников и половых желез, к простым белкам — инсулин, гормон роста и др., к сложным белкам — фолликулостимулирующий, лютеинизирующий и тиреотропный гормоны, производные аминокислоты тирозина — адреналин, норадреналин, тироксин, трийодтиронин.

Гормоны обладают рядом специфических свойств: 1) действуют только на определенный орган (орган-мишень); 2) действуют на больших расстояниях от места образования; 3) обладают высокой биологической активностью; 4) оказывают свое действие через белки-ферменты, рецепторы мембран; 5) не имеют видовой специфичности; 6) быстро разрушаются специальными ферментами.

Механизм действия гормонов. Гормон с кровью поступает к органу-мишени. Клетки органа-мишени имеют специальные рецепторы, которые возбуждаются только определенным гормоном. Одна и та же клетка может иметь рецепторы трех видов: локализованные на поверхности мембраны клетки, в цитозоле (цитоплазме) и в ядре клетки. Кроме того, в одной и той же клетке могут присутствовать разные рецепторы одного вида. Специфические рецепторы клеток-мишеней способны считывать информацию, закодированную в гормоне. При взаимодействии гормона с рецептором образуется гормон-рецепторный комплекс.

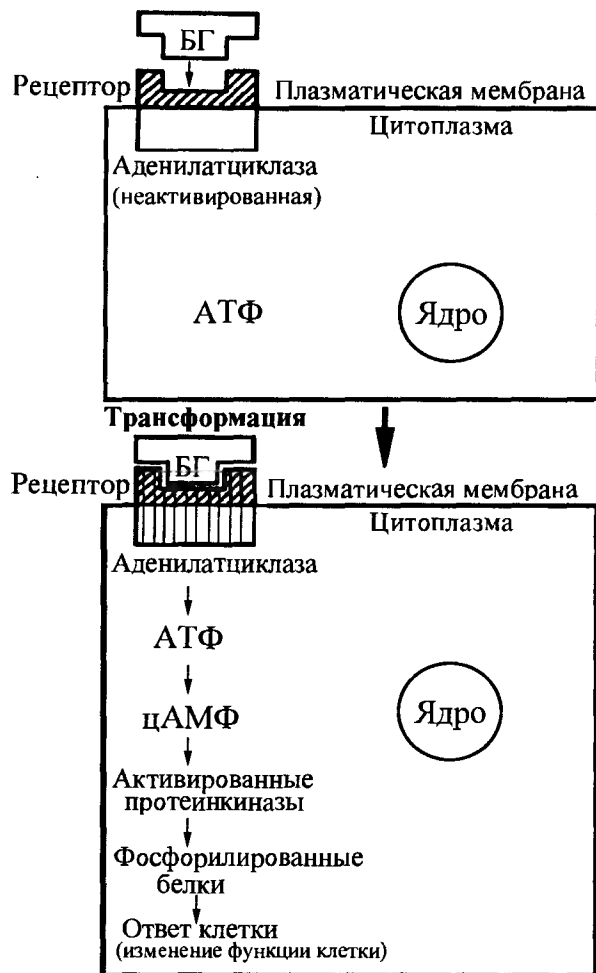


Рис. 26. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия белкового гормона (БГ) с рецептором, локализованным на плазматической мембране:

Достигнув рецептора и взаимодействуя с ним, БГ вызывает его трансформацию, что приводит к активации аденилатциклазы, которая катализирует дефосфорилирование АТФ с образованием цАМФ. Она вызывает в клетке разнообразные эффекты — активирование протеинкиназ и др., что приводит к изменению функции клетки

Существует два механизма действия гормонов, принципиально различающихся по признаку того, где образуется гормон-рецепторный комплекс — на поверхности клетки или внутри нее.

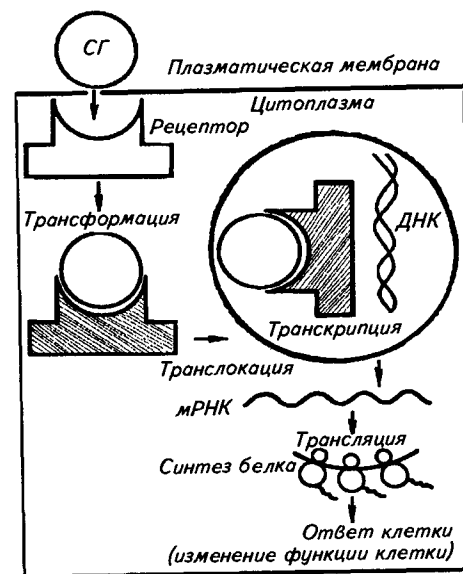
Первый механизм действия гормонов (рис. 26). Для большинства белковых гормонов (инсулин и др.) рецепторы находятся на наружной поверхности клеток органов-мишеней. Гормон присоединяется к рецептору, меняя конформацию белка, при этом внутрь клетки органа передается сигнал. Он активирует фермент аденилатциклазу, которая катализирует (ускоряет) дефосфорилирование АТФ с образованием циклической АМФ (цАМФ). цАМФ является уже посредником действия гормона на обменные процессы и вызывает в клетке разнообразные эффекты (через ферменты) — активирование протеинкиназ и др., в результате повышается или понижается тот или иной обмен.

Второй механизм действия гормонов (рис. 27 и 28). Стероидные гормоны, а также тиреоидные и другие производные аминокислот легко проникают в клетку через ее мембрану.

Стероидные гормоны взаимодействуют с рецепторами, находящимися в цитоплазме. Образовавшийся гормон-рецепторный комплекс переносится в ядро и действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, т. е. влияет на синтез ДНК, изменяя скорость транскрипции и количество информационной (матричной) РНК (мРНК). Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции, что приводит к изменению функциональной активности клетки.

Рис. 27. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия стероидных гормонов (СГ) с внутриклеточным рецептором:

Гормон диффундирует через плазматическую мембрану и взаимодействует с рецептором, находящимся в цитоплазме. Гормон-рецепторный (Г-Р) комплекс переносится в ядро и действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, т. е. действует на синтез ДНК, изменяя скорость транскрипции и количество информационной (матричной) РНК (мРНК). Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции, что приводит к изменению функциональной активности клетки



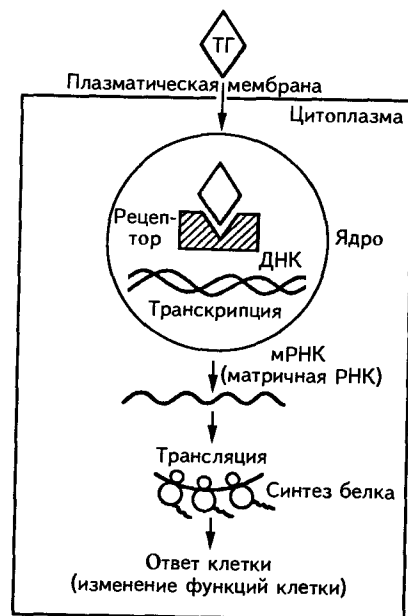


Рис. 28. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия тиреоидных гормонов (ТГ) с рецептором, локализованным в ядре

Тиреоидные гормоны из цитоплазмы проникают в ядро клетки, где взаимодействуют с рецепторами, образуя активный гормон-рецепторный комплекс. Он действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, изменяя скорость транскрипции и количество мРНК. Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции и приводит к изменению функциональной активности клетки.

ЧАСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Гипоталамус. Это структурное образование ЦНС. Состоит из нейронов, часть которых обладает инкреторной функцией. Одни нейроны образуют гормоны-стимуляторы (*либерины*) — их семь: кортиколиберин, соматолиберин, тиреолиберин, фоллилиберин, люлиберин, пролактолиберин, меланолиберин и гормоны-ингибиторы (*статины*) — их три: соматостатин, пролактостатин и меланостатин. Либерины и статины с кровью поступают в гипофиз и оказывают действие, обеспечивающее образование соответствующих гормонов гипофиза. Гипоталамические нейроны, секретирующие либерины и статины, иннервируются лимбической системой, средним мозгом, нейронами самого гипоталамуса.

Другие нейроны гипоталамуса (супраоптического и паравентрикулярного ядер) образуют антидиуретический гормон (*вазопрессин*) и окситоцин. Образовавшиеся гормоны по аксонам нейронов стекают в заднюю долю гипофиза и там накапливаются, по мере надобности поступая в кровоток. Благодаря либеринам и статинам гипоталамус обеспечивает связь центральной нервной системы с гормональной системой организма.

Гипофиз. Находится у основания головного мозга. Имеет сложное строение. В нем различают аденогипофиз и нейрогипофиз, в которых вырабатываются гормоны.

Передняя часть гипофиза — аденогипофиз. Железистые клетки ее (сомато-, лакто-, кортико-, тирео-гонадотропы, липотропоциты) продуцируют шесть гормонов: соматотропный гормон (гормон роста), лактотропный гормон (пролактин), фолликулостимулирующий гормон, лютеинизирующий гормон, тиреотропный гормон, аденокортикотропный гормон.

Гормон роста (соматотропный гормон, СТГ). СТГ обладает видовой специфичностью и широким спектром действия в организме. Он с кровью разносится по всему организму и регулирует его рост: повышает синтез белка и тем самым увеличивает мышечную массу, способствует росту скелета и костей в длину, увеличивает размеры тела. Образование гормона стимулирует снижение в крови концентрации глюкозы и жирных кислот, повышение концентрации аминокислот.

Соматотропный гормон вызывает разнообразные метаболические эффекты: повышение концентрации глюкозы в плазме крови, жирных кислот, отложение гликогена в мышцах, стимулирует секрецию молока и пролиферацию лимфоидной ткани.

Повышенное образование гормона ведет к ускорению роста. Если это происходит в молодом возрасте, то животное и человек растут очень быстро, но пропорции тела остаются нормальными (гигантизм). Если же повышенное образование и выделение гормона происходит у взрослого человека, то это приводит к росту тех тканей, которые еще не прекратили рост (нос, язык, кисти рук, стопа и др.). Такое заболевание называется акромегалия.

Недостаточное образование гормона ведет к задержке роста. Если оно отмечается с самого рождения, то животное растет очень медленно, хотя пропорции тела остаются нормальными (карликовость).

Пролактин (лактотропный гормон, ЛТГ). По структуре, свойствам и физиологическому действию схож с соматотропным гормоном, но он избирательно действует на молочные железы. ЛТГ, поступая в кровь, стимулирует развитие молочных желез, синтез компонентов (белка и лактозы) молока (т. е. молокообразование) у лактирующих самок и др.

Аденокортикотропный гормон (АКТГ). Поступая в кровь, оказывает специфическое влияние на пучковую и сетчатую зоны коры надпочечников: увеличивает размеры надпочечников, стимулирует образование в них гормонов глюкокортикоидов (является антагонистом СТГ), андрогенов, эстрогенов и гестагенов.

Тиреотропный гормон (ТТГ). Гормон, поступая в кровь, оказывает специфическое действие на щитовидную железу: увеличивает ее размеры, стимулирует синтез гормонов.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ). Фолликулостимулирующий гормон, поступая в кровь, оказывает специфическое дей-

ствие на яичники или семенники — стимулирует рост и развитие фолликулов в яичниках (оогенез), рост и развитие клеток Сертоли и сперматогенного эпителия в семенниках (спермиогенез).

Лютеинизирующий гормон (ЛГ). Поступая в кровь, оказывает специфическое действие на яичники или семенники — стимулирует развитие интерстициальной ткани яичников и семенников, обеспечивает у самок созревание фолликулов в яичниках, овуляцию и образование желтого тела, стимулирует образование в яичниках и семенниках половых гормонов.

Липотропин. Обладает мощным жиромобилизирующим действием.

Промежуточная часть гипофиза. Железистые клетки ее (меланотропоциты) вырабатывают меланоцитостимулирующий гормон.

Меланоцитостимулирующий гормон (МЦСГ). Стимулирует биосинтез пигмента меланина в пигментных клетках кожи, волос. Распределение пигмента приводит к потемнению кожи (особенно это хорошо выражено у рыб, амфибий и рептилий) и волос. Гормон участвует в темновой адаптации, повышает остроту зрения.

Задняя доля гипофиза — нейрогипофиз. В ней депонируются гормоны, вырабатываемые в гипоталамусе. Этих гормонов два: окситоцин и антидиуретический гормон.

Окситоцин. Гормон поступает в кровь рефлекторно при доении, раздражении рецепторов соска и молочной железы и оказывает влияние на гладкую мускулатуру альвеол молочной железы. Он вызывает сокращение альвеол, и молоко перемещается из альвеол в цистерну молочной железы, т. е. происходит молокоотдача.

Окситоцин в больших количествах выделяется в кровь при родах и вызывает сокращение матки, способствуя выходу (рождению) плода.

Антидиуретический гормон (АДГ). Поступает в кровь и оказывает специфическое влияние на извитые каналцы нефронов почек, обеспечивает увеличение реабсорбции воды из дистальных сегментов каналцев в кровь, вызывая уменьшение мочеотделения.

Эпифиз (шишковидное тело). Представляет собой образование центральной нервной системы и находится в промежуточном мозге. Клетки эпифиза образуют гормоны серотонин, мелатонин, аденогломерулотропин и др. В целом эпифиз участвует в осуществлении циркадных ритмов, биологических часов (биологические ритмы с периодом чаще 6...12...24 ч, охватывающие все проявления жизни у животных и человека: деление клеток, активность ферментов, содержание гормонов, тонус центральной нервной системы, сон и бодрствование, поведение, динамику работоспособности, повышение или понижение биологической активности организма к оптимальному времени суток), трансформацию нервных импульсов от зрительных рецепторов в инкреторный процесс. **Серотонин** синтезируется днем; ночью он превращается в

мелатонин. **Мелатонин** — антагонист меланоцитостимулирующего гормона, снижает число секреторных гранул в пинеалоцитах. Он принимает участие в регуляции развития и деятельности половой системы, предотвращая преждевременное ее развитие. **Аденогломерулотропин** стимулирует образование в клубочковой зоне коры надпочечников гормона **альдостерона**. Новейшие исследования показывают, что функционально активными гормонами эпифиза являются пептиды.

Зобная железа (вилочковая железа, тимус). Проявляет деятельность до полового созревания организма, после завершения которого происходит физиологическая инволюция его (у человека в 40 лет; у крупного рогатого скота в 6 лет масса зобной железы как у новорожденных). Зобная железа инкретирует гормоны **тимозин, тимин, Т-активин**; является центральным органом системы иммуногенеза, ответственным за формирование иммунитета.

Гормоны тимуса стимулируют образование лимфоцитов и продукцию Т-лимфоцитов (тимусзависимых лимфоцитов).

Надпочечники. Это парные железы, расположенные впереди почек. В них различают корковый слой (клубочковая, пучковая и сетчатая зоны) и мозговое вещество, которые представляют собой самостоятельные железы внутренней секреции и вырабатывают собственные гормоны.

Корковый слой. Вырабатывает три вида гормонов: минералокортикоиды (клубочковая зона), глюкокортикоиды (пучковая зона) и половые гормоны (сетчатая зона). Все гормоны имеют важное значение в регуляции процессов обмена веществ. **Минералокортикоиды** (альдостерон и др.) участвуют в регуляции обмена минеральных веществ и воды, повышают интенсивность всасывания натрия в канальцах почек и в кишечнике. **Глюкокортикоиды** (кортизол, кортикостерон) участвуют в регуляции преимущественно обмена углеводов, повышая уровень глюкозы в крови, стимулируют распад белков, особенно в мышцах, и превращение аминокислот в глюкозу, распад жира. **Группа половых гормонов** (андрогены, эстрогены, прогестерон) стимулируют рост и развитие мужских и женских половых органов, рост организма во время полового созревания, развитие вторичных половых признаков.

Гормоны коры надпочечников обеспечивают повышение сопротивляемости организма к действию неблагоприятных факторов, повышают обеспечение тканей источниками энергии, предотвращают чрезмерную интенсивность окислительных процессов, подавляют воспалительные процессы.

Мозговое вещество. Железа расположена внутри надпочечников и окружена корковым слоем. Синтезирует и выделяет гормоны катехоламины — адреналин, норадреналин, дофамин. **Дофамин** и **норадреналин** являются предшественниками синтеза адреналина, поэтому их действие в основном подобно адреналину.

Катехоламины участвуют в регуляции всех видов обмена веществ: усиливают распад гликогена в тканях, до глюкозы и повышают концентрацию глюкозы в крови, усиливают распад жира в жировой ткани и окисление глюкозы и жирных кислот, обеспечивают распад белка при недостатке углеводов (при стрессе), повышают перенос электролитов через мембраны клеток и др.

Катехоламины оказывают влияние на деятельность ряда органов: стимулируют работу сердца (усиливают и учащают сокращения), повышают давление крови в сосудах (сужают просвет кровеносных сосудов), расширяют зрачок, тормозят работу пищеварительного тракта, повышают возбудимость и уменьшают утомляемость скелетных мышц, повышают устойчивость организма к вредным воздействиям.

Щитовидная железа. Расположена по обе стороны черпаловидного хряща гортани. Она состоит из железистых фолликулов и окружающей парафолликулярной ткани. Фолликулы синтезируют специфические гормоны тироксин и трийодтиронин из аминокислоты тирозин и неорганического йода. Парафолликулярная ткань синтезирует нейодированный гормон тиреокальцитонин.

Тироксин, трийодтиронин. Поступая в кровь, оказывают влияние на все клетки организма, участвуют в регуляции всех видов обмена веществ, процессов роста и дифференцировки тканей, органов. Они увеличивают интенсивность окислительных процессов, стимулируют рост организма, развитие и функцию половой системы, синтез гликогена в печени и жира молока, выведение воды. Они участвуют в регуляции развития нервной системы и ее возбудимости, обеспечивают нормальную функцию кожи.

При гипофункции фолликулов железы, недостатке ее гормонов в период роста у животных задерживается рост, у взрослых развивается микседема (отечность кожи), понижается обмен веществ и возбудимость нервной системы.

При гиперфункции щитовидной железы повышаются окислительные процессы, возбудимость нервной системы, отмечается истощение.

Тиреокальцитонин. Поступая в кровь, влияет на обмен кальция и фосфора в организме. Гормон активирует остеобласты, т. е. участвует в формировании кости, обеспечивая отложение в костной ткани кальция, снижает содержание кальция в крови.

Паращитовидные железы. Располагаются на задней поверхности боковых долей щитовидной железы или погружены в ее ткань. Железы синтезируют паратгормон.

Паратгормон. Поступает с кровью к костям, почкам и кишечнику. Вместе с тиреокальцитонином обеспечивает постоянство содержания кальция в крови — повышает концентрацию, увели-

чивает активность остеокластов и таким образом вызывает разрушение костной ткани, усиливает всасывание кальция в кишечнике и в почках.

Островковый аппарат поджелудочной железы. Поджелудочная железа расположена в S-образном изгибе двенадцатиперстной кишки. Островковый аппарат ее состоит из бета-, альфа- и дельта-клеток. Бета-клетки продуцируют гормон инсулин, альфа-клетки — гормон глюкагон и дельта-клетки — соматостатин.

Инсулин. Оказывает влияние на все виды обмена веществ в органах и тканях, прежде всего на обмен углеводов. Снижает содержание глюкозы в крови, повышая транспорт ее в клетки (больше в печени и мышцах), где способствует превращению глюкозы в гликоген. Гликоген — это животный крахмал, который откладывается в печени и мышцах про запас. Инсулин способствует синтезу белка и жира.

Инсулин — это единственный гормон в организме, который снижает содержание сахара в крови. Поэтому при заболевании поджелудочной железы, когда нарушается его образование, развивается сахарный диабет — повышается уровень глюкозы в крови, нарушается обмен веществ, сахар появляется в моче (организму можно помочь только искусственным введением гормона инсулина).

Глюкагон. Оказывает влияние, противоположное инсулину, т. е. способствует превращению гликогена в глюкозу. При действии глюкагона повышается содержание глюкозы в крови. Глюкагон действует только на процессы распада гликогена в печени и не оказывает подобного влияния в мышечной ткани.

Соматостатин. Инкретируется дельта-клетками островкового аппарата, действует угнетающе на бета- и альфа-клетки инсулярного аппарата. Подавляет образование соматотропного гормона, ряда пищеварительных ферментов, сократительную деятельность желудка, кишечника, желчного пузыря.

Половые железы: яичники, желтое тело, плацента, семенники. Я и ч н и к и — женские половые железы. Место образования гормонов в яичниках — фолликул. В фолликулах образуются эстрогены и в небольших количествах андрогены и гестагены (прогестерон). Значительное количество половых гормонов продуцируется после наступления половой зрелости.

Эстрогены — *эстрадиол, эстриол и эстрон*. Поступая в кровь, обуславливают рост и развитие женских половых органов (матки, влагалища), а также вторичных половых признаков — молочных желез, особого телосложения. С момента наступления половой зрелости они стимулируют развитие фолликулов, созревание яйцеклеток, половой доминанты, структурно-физиологические изменения в половых органах, связанные с половыми циклами у самок.

Эстрогены участвуют в регуляции обмена веществ, усиливают синтез белков и образование мышечной ткани, повышают сопротивляемость организма к вредным воздействиям.

Желтое тело образуется после овуляции, на месте лопнувшего фолликула. Железа продуцирует гормоны прогестерон и релаксин.

Прогестерон. Поступая в кровь, оказывает влияние на матку и молочные железы: понижает чувствительность матки к окситоцину, стимулирует развитие плаценты и альвеол в молочных железах, поэтому его называют «гормоном беременности».

Релаксин. Поступая в кровь, обеспечивает релаксацию лонного сочленения, расслабление связок тазовых костей, необходимых для нормального течения родов.

Плацента — временная железа внутренней секреции; функционирует в период беременности. Плацента продуцирует целую группу половых гормонов, среди которых *прогестерон, эстрогены, релаксин*, регулирующих процессы, происходящие в организме матери и плода.

Семенники — мужские половые железы. Гормоны образуются интерстициальной тканью, клетками Лейдига. Семенники образуют гормоны андрогены, в меньших количествах эстрогены.

Андрогены — *тестостерон, андростендион, андростерон* и др. (наиболее активный — тестостерон) поступают в кровь и разносятся по всему организму. Они стимулируют рост и развитие мужских половых органов, вторичных половых признаков, а с наступлением половой зрелости — спермиогенез. Андрогены стимулируют синтез белка, развитие мышечной ткани, сердца, костной ткани, скелета, повышают сопротивляемость организма неблагоприятным воздействиям, а также работоспособность.

Диффузная эндокринная система. Тканевые гормоны. В тканях органов организма имеются эндокринные клетки, которые разнообразны по типам. Всю совокупность таких эндокринных клеток называют «*диффузная эндокринная система*» (APUD-система). Такие клетки обнаружены в органах желудочно-кишечного тракта, поджелудочной железе, почках, подчелюстных и околоушных слюнных железах, легких, коже, нервной системе, в симпатических ганглиях и др. Количество инкреторных клеток в гастро-энтеро-панкреатической эндокринной системе (ГЭП-система) выше чем во всех известных железах внутренней секреции. Каждый тип клеток диффузной эндокринной системы продуцирует специфические гормоны, возбуждаясь через местные механизмы и с участием нервной системы. Гормоны или поступают в кровь, приносятся к клеткам-мишеням, или выделяются в межклеточное пространство, не попадая в кровеносное русло, и действуют на рядом находящуюся клетку-мишень, оказывая регуляторное влияние.

Желудок (сычуг). В нем образуются: *гастрин* — стимулирует секрецию соляной кислоты и пепсина желудочными железами, моторику желудка, двенадцатиперстной кишки и др.; *гастрон* — угнетает образование соляной кислоты желудочного сока; *серотонин* — стимулирует секрецию ферментов желудочного сока, слизи, моторику желудка и кишечника.

Кишечник. В нем синтезируются: *секретин* — стимулирует образование жидкой части поджелудочного и кишечного соков, желчи, пепсина желудочного сока, тормозит моторику желудка и кишечника и др.; *холицистокинин-панкреозимин* — стимулирует образование ферментов поджелудочного сока, сокращение желчного пузыря и др.; *энтерogaстрин и энтерogaстрон* — первый стимулирует, а второй тормозит секрецию желудочного сока; *дуокринин, энтерокринин* — стимулируют деятельность кишечных желез; *субстанция Р* — стимулирует моторику кишечника; *вилликинин* — стимулирует движение ворсинок слизистой оболочки тонкого кишечника и др.

Поджелудочная железа. В ней клетки APUD-системы образуют: *липокаин* — стимулирует образование фосфатидов и окисление жирных кислот в печени, предотвращает жировое перерождение печени; *ваготонин* — повышает тонус и активность парасимпатической иннервации; *панкреатический полипептид* — стимулирует секрецию поджелудочного сока; *центропнеин* — возбуждает дыхательный центр, расширяет просвет бронхов.

Почки. В них синтезируются: *ренин* — превращает гликопротеид ангиотензиноген в ангиотензин-I, который преимущественно в легких под действием пептидазы переходит в ангиотензин-II, вызывающий сужение сосудов и повышение давления; *медуллин* — оказывает сосудорасширяющее действие; *эритропоэтин, лейкоцитопозетин, тромбоцитопозетин* — стимулируют соответственно образование эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов.

Околоушная железа. В ней синтезируется *паротин* — стимулирует развитие хрящевой и костной ткани, дентина зубов.

Нервная ткань, тромбоциты. В них образуется и депонируется *серотонин*.

Почти во всех органах и тканях организма образуются *простагландины*. Они оказывают разнообразное действие на обмен веществ, инсулиноподобное влияние, стимулируют синтез гормонов — СТГ, АДГ, ТТГ, АКТГ, стероидов, способствуют освобождению окситоцина, пролактина, ЛГ, стимулируют созревание фолликулов и овуляцию, участвуют в регуляции родов, вызывая сильное сокращение гладких мышц.

Глава VII

КОЖА

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОЖИ

Кожа представляет собой эпителиально-соединительнотканый орган. В коже различают наружный эпителиальный слой — эпидермис, средний слой соединительнотканый — дерма и внутренний слой рыхлый соединительнотканый — подкожная клетчатка (рис. 29).

Эпидермис. Состоит из пяти слоев клеток: базального, шиповатого, зернистого, блестящего и рогового. Толщина его варьирует от 0,07 до 2,5 мм в различных частях тела.

Базальный слой состоит из плазматических клеток — эпидермоцитов, делящихся, производящих, расположенных на базальной мембране. В базальном слое присутствуют меланоциты — клетки, вырабатывающие пигмент меланин, обеспечивающий цвет кожи. Действие солнечных лучей усиливает отложение пигмента, и кожа темнеет. Пигмент поглощает ультрафиолетовое излучение и тем самым предотвращает вредное влияние его на внутренние органы.

Шиповатый слой состоит из шиповатых эпидермоцитов (3...15 и более рядов) и отдельных клеток Лангерганса. **Зернистый слой** —

из нескольких рядов уплощенных клеток, в которых содержатся гранулы кератогиалина. **Блестящий слой** — из клеток вытянутой формы, содержащих элеидин (сильно преломляющий свет), гликоген и жир. **Наружный роговой слой** состоит из ороговевших безъядерных клеток — роговых пластинок. В них содержится белковое вещество — кератин. Ороговение клеток происходит постепенно, начиная с базальных эпидермоцитов.

В коже, покрытой волосами, эпидермис состоит преимущественно из базально-производящего и рогового слоев.

Дерма, или собственно кожа. Намного толще эпидермиса, находится под эпидермисом, вдаваясь в него многокле-

точными выступами-сосочками. Состоит дерма из плотной соединительной ткани, образованной клетками и тесно переплетающимися волокнами (коллагеновые, эластические, ретикулярные), которые придают коже эластичность, т. е. способность легко растягиваться и смещаться. Она обильно снабжена кровеносными, лимфатическими сосудами и нервными окончаниями, рецепторами. Служит опорой для волос, потовых и сальных желез.

В дерме различают два слоя: прилегающий к эпидермису сосочковый и сетчатый (ретикулярный). **Сосочковый слой** пронизан густой сетью эластических волокон, содержит и гладкие мышечные волокна. **Сетчатый слой** в основном формируют толстые пучки коллагеновых волокон и клеточные элементы — фиброциты, фибробласты, периваскулярные тучные клетки.

В волосистой части кожи сосочковый слой тонкий, в сетчатом слое хорошо развит пилярный (pilus — волос) слой и собственный сетчатый слой. В пилярном слое располагаются корни волос, мышечные пучки, сальные и потовые железы. Промежутки между структурами дермы занимает основное вещество — аморфная субстанция.

Дерма переходит в находящуюся глубже ее подкожную клетчатку.

Подкожная клетчатка. Состоит из рыхлой сети коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон, в петлях которых располагаются дольки (скопления) жировой ткани, сосудистые образования, поверхностная и глубокая лимфатические сети, нервные сплетения. Из подкожной клетчатки в дерму входят артерии, которые разветвляются и анастомозируют, образуя глубокую и поверхностную (подсосочковую) сети. От подсосочковой сети отходят артериолы, по одной на несколько сосочков, которые переходят в капилляры. Капилляры собираются в поверхностную венозную сеть. В эпидермисе кровеносные сосуды отсутствуют; его клетки питаются за счет веществ тканевой жидкости. Подкожная клетчатка защищает тело от переохлаждения и от механических повреждений; является резервом энергии.

Кожа богата нервными окончаниями нервных волокон черепно-мозговых и спинномозговых нервов. В кожу вступают многочисленные вегетативные нервные волокна, которые идут к сосудам, железам, гладким мышцам. В дерме нервные волокна образуют сплетения: глубокое на границе с подкожной клетчаткой и поверхностное у основания сосочков.

Масса и толщина кожи. У крупного рогатого скота масса кожи составляет в среднем 25 кг (4...5 % от массы тела), у лошади — 17 (3...4 %), у овец — 4...6 (5...7 %), у свиней — 3...6 кг (4...5 %). На долю дермы приходится до 88 % от массы кожи.

Толщина кожи у крупного рогатого скота около 2,7...4,6 мм, у лошадей — 1,5...5, у свиней — 1,5...3, у овец — 0,7...3 мм.

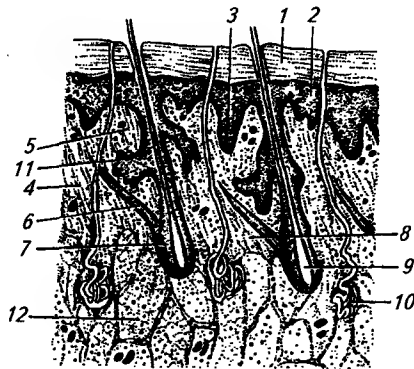


Рис. 29. Кожа:

- 1 — роговой слой; 2 — эпидермис; 3 — базальный слой; 4 — соединительнотканые волокна (коллагеновые, эластические и ретикулярные) и клетки; 5 — сосочковый слой; 6 — пучки миоцитов; 7 — волосная луковица; 8 — сетчатый слой; 9 — корень волоса; 10 — потовая железа; 11 — сальная железа; 12 — долька жировой ткани

Состав кожи. Кожа содержит 60...68 % воды, до 35 % белков (коллаген, кератин, ретикулин, эластин), до 80 мг% глюкозы, 0,1 % гликогена, мукополисахариды (гиалуроновая и хондроитинсерная кислоты), гепарин (образуется в тучных клетках). На поверхности кожи располагаются липиды: триглицериды — триолин, стерины, стероиды, фосфорилаза, альдолаза, дегидрогеназа янтарной кислоты, трансаминаза и другие, 0,7...1,0 % минеральных веществ: Na, Ca, K, P, S, Fe, Cu, Zn, Co, As и др.

ПОТОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Представляют собой простые трубчатые железы, дистальный конец которых имеет вид извитого клубочка или мешочка и располагается в дерме. Выводной проток (проксимальный конец) открывается на поверхность эпидермиса или во влагалище волоса, или самостоятельно потовой порой.

Секреторная часть железы представлена железистыми клетками — кубическим эпителием. Между ними и базальной мембраной располагаются миоэпителиальные клетки.

По механизму отделения пота выделяют два типа потовых желез: эккринные, выделяющие жидкий секрет (у человека и лошади), и апокринные, выделяющие секрет с большим содержанием жироподобных веществ (деятельность протекает с распадом отдельных собственных клеток) — жиропот.

Потовых желез на поверхности тела может быть до 2...3 млн и распределены они неравномерно; много у человека и лошади, мало у свиньи. У лошади располагаются по всей поверхности тела, около 1500 потовых желез на 1 см² (не потеет круп), у овец — по всей поверхности тела, около 500 на 1 см², крупного рогатого скота — 2500 на 1 см², у свиней — 50 крупных на 1 см².

Апокринные клетки продуцируют секрет с частицами цитоплазмы и верхушечной части железистых клеток. Мерокриновые клетки в безволосых местах (мякиш) продуцируют секрет, содержащий небольшое количество органических веществ.

Секрет потовых желез — пот, бесцветная жидкость, соленого вкуса, щелочной или слабокислой реакции, со специфическим запахом летучих жирных кислот. В поте содержится 91...94,5 % воды, до 5 % минеральных веществ (0,3...0,5 % NaCl), 0,6 % органических веществ (белки, мочевины), аммиак, летучие жирные кислоты, витамины. Пот у лошадей содержит альбумины; pH 5,5...6,8.

САЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Выросты волосных мешков, открываются во влагалище волоса или самостоятельно. Сальные железы выделяют кожное сало. Они располагаются в верхней части сетчатого слоя кожи; имеют гру-

шевидную концевую часть. Их нет в коже сосков вымени, у птиц. У лошадей и собак альвеолярные клетки смещаются к центру, заполняются жировыми каплями, сливаются и образуют секрет (глокриновый тип секреции).

Кожное сало состоит из ненасыщенных глицеридов и экстрактов холестерина. Сало и пот образуют жиропот, он склеивает шерсть в пучки. Секрет смазывает кожу и волосы, предохраняет кожу от мацерации, волосы от высыхания.

ВОЛОСЫ

Волосы — роговые производные кожи. Они развиваются из волосяных фолликулов. По особенностям строения и роли различают: кроющие, или покровные, волосы; щетинистые, или остевые, волосы (диаметр 7...300 мкм — грива, хвост у лошади, щетина до 10 см у свиней); грубые, или переходные, волосы; шерстные волосы; синусоидные, или осязательные, волосы. В волосе различают стержень (на поверхности кожи) и корень (в толще кожи).

Стержень волоса состоит из кутикулы, коркового и мозгового вещества. *Кутикула* — наружный слой, образованный клетками — чешуйками. *Корковое вещество* составляет основную массу; состоит из веретенообразных роговых клеток, соединенных с чешуйками. В клетках содержится пигмент. *Мозговое вещество* — сердцевина, состоит из утолщенных клеток с гранулами пигмента (меланина — черный, гемосидерина — красный) и пузырьками газа (плохо проводит тепло). В грубых волосах сердцевина с перерывами.

Корень волоса заканчивается волосной луковицей. Корень располагается в волосном мешке из соединительной ткани и эпителиальной части — эпителиальных клеток. В центре волосной луковицы имеется волосная сосочек из соединительнотканых элементов, кровеносных сосудов.

Волос развивается из волосного фолликула. Различают первичные и вторичные волосные фолликулы. *Первичные волосные фолликулы* закладываются в ростковом слое эпидермиса и дают начало грубым волосам. *Вторичные* закладываются после первичных в эпидермисе и в наружном корневом влагалище; не имеют потовых желез и мышц. Они производят тонкие волосы, несколько стержней, которые не имеют сердцевины.

Синусоидные волосы (вибрисы), или осязательные волосы, — толстые, располагаются возле губ, век, ноздрей. В волосной сумке их полость наполнена кровью.

У лошадей и крупного рогатого скота в среднем 700 волос на 1 мм², у овец — 5000, у овец мериносов — 8000, у кроликов — 12 000 на 1 мм².

Смена волос (линька) осуществляется постоянно, перманентно, сезонно — весной и осенью. Возрастная линька, свя-

занная с установлением постоянных волос, масти, называется *ювенальной*. У жеребят и телят она происходит в 5...7-месячном возрасте.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РОЛИ КОЖИ

Кожа благодаря жизнедеятельности выполняет разнообразные роли: защитную, дыхательную, абсорбционную, перспирационную, выделительную, пигментообразующую, терморегулирующую, обменную, рецепторную, служит депо крови, воды, минеральных веществ и витаминов.

Защитная роль проявляется в механической защите органов от механических воздействий, излучений (радиационного, инфракрасного, частично ультрафиолетового). Ультрафиолетовое излучение стимулирует выработку пигмента меланина, поглощающего ультрафиолет. Кератин рогового слоя защищает от химических раздражителей. Прозрачный слой, богатый холестерином, препятствует проникновению воды, электролитов, неэлектролитов. Кожа нейтрализует слабые растворы кислот и щелочей. Зернистый слой кожи заряжен положительно, вышележащие слои — отрицательно: эти электрические особенности способствуют барьерной роли. Кожа обладает бактерицидными свойствами, непроницаема для микроорганизмов. Лизоцим, низшие жирные кислоты (олеиновая), кислая реакция кератина, секретов сальных и потовых желез создают кислую мантию кожи, неблагоприятную для различных микроорганизмов, действующую бактерицидно. Кожа обладает электросопротивляемостью.

Дыхательная роль кожи проявляется в выделении через кожу диоксида углерода и поглощении кислорода (2 % всего газообмена).

Абсорбционная роль кожи проявляется в способности всасывать воду, растворы солей через сально-волосные фолликулы. Жировые вещества всасываются через эпидермис: легко морфин, глицерин, жирорастворимые соединения.

Выделительная роль осуществляется за счет деятельности потовых и сальных желез. С потом и секретом сальных желез частично выделяются конечные продукты обмена веществ.

Пигментообразующая роль проявляется в выработке пигмента меланина, в отложении железосодержащего кровяного пигмента гемосидерина.

Терморегулирующая роль проявляется в отдаче тепла (до 80 %) в окружающую среду через кожу.

Перспирационная роль проявляется в способности кожи пропускать на поверхность воду, которая затем испаряется.

Обменная роль проявляется в активном межклеточном обмене углеводов, белков, жиров, солей, витаминов, воды. В коже синтезируются эластин, коллаген, кератин, ретикулин, гликопротеиды, мукополисахариды, гликоген, гистамин.

Рецепторная роль проявляется в участии рецепторов, расположенных в коже (на 1 см² находится более 100...200 болевых рецепторов, более 15 холодовых и 2...3 тепловых рецепторов, более 25 рецепторов давления), в восприятии действия внешних раздражителей и осуществлении приспособительных реакций. С рецепторов кожи осуществляются рефлекторные влияния на все органы, а с рецепторов органов — на кожу.

Подкожная клетчатка является депо питательных веществ, солей, воды (более 13 %), крови (до 10 %).

Регуляция структурной организации и деятельности кожи обеспечивается рефлекторно-гормонально. Изменение состояния кожи сопровождается изменением активности нервов кожи и потребления гормонов, определяющих характер и интенсивность обменных процессов (гормон роста, мелатонин, инсулин, глюкокортикоиды, половые гормоны, трийодтиронин, тироксин, катехоламины и др.).

Глава VIII СИСТЕМА ДВИЖЕНИЯ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ДВИЖЕНИЯ

Основу жизнедеятельности организма животного составляют его двигательные приспособительные реакции — движения, которые обеспечивают его самосохранение и сохранение вида. Для обеспечения движения в организме животного формируется система (рис. 30).

Системой движения называют опорно-двигательный аппарат и механизмы регуляции его деятельности. Она осуществляет следующие двигательные приспособительные реакции:

- поддержание принятой позы;
- перемещение звеньев и всего тела в пространстве;
- ориентировочные движения;
- защитные движения;
- поведенческие движения.

Деятельность системы движения обеспечивают скелет и скелетные мышцы.

Скелет. Основу скелета составляют кости. У животных около 260...320 костей, у человека — более 200.

Состав и строение. Кости состоят из органического и неорганического вещества. Основу органического вещества кости составляет белок коллаген (95 %), жиры, мукополисахариды, нуклеиновые кислоты, углеводы и др. (5 %). В органическую основу кости от-

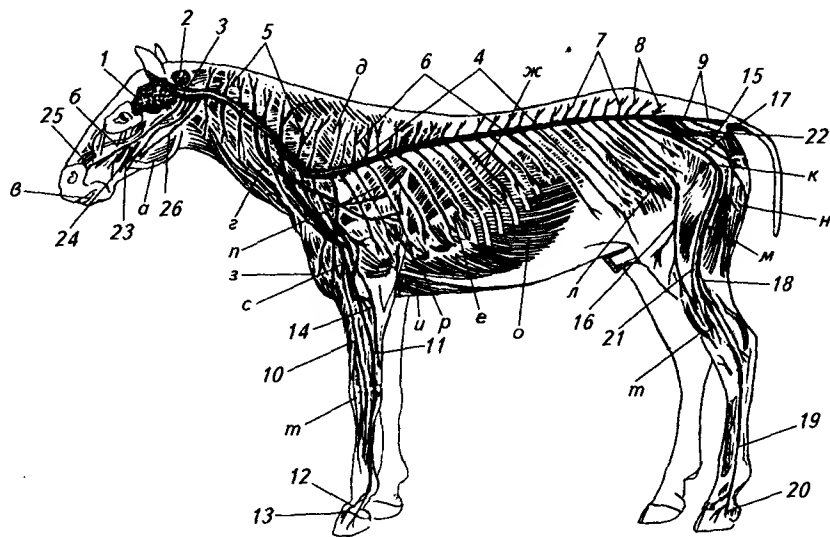


Рис. 30. Система движения лошади:

ЦНС: 1 — большие полушария головного мозга; 2 — мозжечок; 3 — продолговатый мозг; 4 — спинной мозг. **Периферический соматический отдел нервной системы:** 5 — шейные спинномозговые нервы; 6 — грудные спинномозговые нервы; 7 — поясничные спинномозговые нервы; 8 — крестцовые спинномозговые нервы; 9 — хвостовые спинномозговые нервы. **Плечевое сплетение:** 10 — лучевой нерв; 11 — срединный нерв; 12 — пястные нервы; 13 — пальцевые нервы; 14 — локтевой нерв. **Пояснично-крестцовое сплетение:** 15 — срамной нерв; 16 — бедренный нерв; 17 — седалищный нерв; 18 — большеберцовый нерв; 19 — плюсневые нервы; 20 — пальцевые нервы; 21 — малоберцовый нерв; 22 — ягодичные нервы; 23 — лицевой нерв; 24 — языкоглоточный нерв; 25 — подглазничный нерв (ветвь тройничного нерва); 26 — подъязычный нерв. **Скелетные мышцы:** мышцы головы: а — большой жевательный мускул; б — скуловая мышца; в — круговая мышца рта; мышцы туловища: г — плечеголовная мышца; д — трапециевидная мышца; е — зубчатые мышцы; ж — широчайшая мышца спины; з — поверхностные грудные мышцы; и — глубокая грудная мышца; к — ягодичная мышца; л — напрягатель широкой фасции бедра; м — двуглавая мышца бедра; н — полусухожильная мышца; о — наружная косая мышца живота; п — дельтовидная мышца; р — трехглавая мышца; с — плечевая мышца; т — мышцы сгибатели и разгибатели пальцев

складываются неорганические вещества (минеральные соли), главным образом кальций и фосфор. Основным структурным элементом кости — коллагеновые волокна, или оссеины, которые складываются группами и образуют пластинки. Оссеины придают кости эластичность и упругость, а минеральные вещества — твердость. В кости животных (взрослых) соотношение оссеинов и минеральных веществ 1 : 2, что обеспечивает наибольшую крепость и упругость.

Каждая кость построена из надкостницы, покрывающей кость снаружи, следующего за ней компактного вещества; внутри кости губчатое вещество.

Надкостница состоит из коллагеновых волокон и соединительной ткани. Она срастается с компактным веществом. Внутренний слой надкостницы содержит костеобразующие клетки — *остеоциты*. Внутренний слой надкостницы пронизан кровеносными сосудами и нервными волокнами. За надкостницей располагаются наружный и внутренний слой пластинок, между которыми заключена система пластинок, расположенных concentрически вокруг кровеносных сосудов. Эти образования называются *остеоны*. В каждом остеоны проходят кровеносные сосуды и симпатические нервные волокна. Между пластинками располагаются остеоциты.

Свойства. В костной ткани различают 3 вида костных клеток: остеобласты, остеокласты и остеоциты. Эти клетки обеспечивают два процесса: построение и разрушение костной ткани. Созидание костной ткани осуществляют остеобласты. Это активные клетки, их много у растущего организма. Остеобласты синтезируют органическое вещество кости — белок коллаген и др. В результате кость растет, происходит ее минерализация. Процесс разрушения костной ткани осуществляют *остеокласты*. Они содержат в протоплазме клетки набор ферментов, который действует на костную ткань, превращая и разрушая ее. Освобождающиеся минеральные вещества поступают в кровь.

Роли костей. Кости образуют защитные жесткие каркасы для внутренних органов (позвоночный канал, полость черепа, грудная клетка, таз). Они являются местом фиксации для многих внутренних органов, служат им опорой. Кости вместе со скелетными мышцами, связками, сухожилиями, фасциями составляют опорно-двигательный аппарат, который создает опору и способен поддерживать массу тела и обеспечивает поддержание позы и передвижение в пространстве.

Скелет образует *кинематические цепи конечностей и тела*. Кости, движущиеся в суставах при сокращении мышц, образуют рычаги двигательного аппарата, т. е. движение рассматривается как механическая работа костных рычагов, к которым прикладывается сила сокращения мышц. При этом точкой опоры рычага служит сустав, точкой приложения силы — место прикрепления мышцы, точкой сопротивления — место действия на кость силы тяжести. В зависимости от расположения точек сопротивления и приложения силы относительно точки опоры различают три рода рычагов.

Рычаг первого рода, или рычаг равновесия, — это двуплечий рычаг, в котором точка опоры находится между точкой приложения силы и точкой сопротивления. Примером такого рычага является удержание и перемещение черепа: сила приложена к затылочной кости, точка опоры — сустав, точка сопротивления — сам череп. Рычаг второго рода, или рычаг силы, — это одноплечий рычаг, в котором точка сопротивления (точка действия на кость силы тяжести) находится между точкой опоры и точкой

приложения силы. Например, перемещение копыта в момент отталкивания. Рычаг третьего рода, или рычаг скорости, — в нем точка приложения силы находится между точкой опоры и точкой сопротивления, например сгибание конечности.

Скелетные мышцы. Состоят из мышечных пучков, каждый из которых, в свою очередь, — из большого количества мышечных волокон, окруженных прослойками соединительной ткани. Мышцы заключены в фасции, которые выполняют опорную функцию.

Мышцы на скелете распределены неодинаково. По своим структурным и физиологическим особенностям их подразделяют на динамические и статодинамические. Динамические — обеспечивают перемещение тела и отдельных частей его; статодинамические — удержание положения тела и отдельных частей его. Там, где требуется приложение большой силы, располагаются перистые статодинамические (для разгибания локтевого сустава при стоянии животного), где не требуется большой силы, но необходимо быстрое сокращение, располагаются простые динамические мышцы (для вынесения вперед грудной конечности, при этом от мышцы требуется не столько сила, сколько размах движений).

Сила мышечного сокращения зависит от числа моторных единиц (аксон и иннервируемая им группа мышечных волокон), вовлекаемых одновременно в реакцию. Каждая моторная единица от другой отличается возбудимостью, чувствительностью. Поэтому при поступлении к мышце импульсов слабой силы возбуждаются только двигательные единицы большой возбудимости, а при поступлении импульсов большой силы — и малой возбудимости. Общая сила сокращения мышцы зависит от силы поступающих импульсов. Основу мышц разгибателей (быстрых) составляют быстрые фазные волокна, основу медленных мышц (поясничных и др.) — медленные волокна. В мышцах находятся и тонические волокна. Мышцы находятся в состоянии постоянного некоторого тонуса (сокращения), которое обеспечивается медленными фазными и тоническими моторными единицами. Сократительные возможности мышц зависят от их физиологических свойств.

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ТОНУСА И СОКРАЩЕНИЙ МЫШЦ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

Поза животного. Поза обеспечивается тонусом мышц, поддерживаемым возбуждением мышечно-суставных рецепторов от некоторого растяжения мышц под тяжестью скелета, благодаря позно-тоническим и выпрямительным приспособительным реакциям.

При положении тела животного спиной вверх возникает возбуждение вестибулярного аппарата, поступающая в центральное звено системы информация обеспечивает тонус мышц разгибателей конечностей. При запрокидывании головы возбуждение с рецепторов мышц шеи поступает в нервный центр, информация вызывает перераспределение тонуса мышц конечностей, понижение тонуса мышц разгибателей задних конечностей, повышение тонуса мышц разгибателей передних конечностей. При наклонении головы с рецепторов мышц шеи рефлекторно понижается тонус мышц разгибателей передних конечностей и повышается тонус мышц разгибателей задних конечностей. При повороте головы и шеи в сторону повышается тонус мышц-разгибателей конечностей той стороны тела, куда повернута голова и шея, и понижается тонус мышц разгибателей на противоположной стороне. При изменении положения головы возникает возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата, обеспечивающее перераспределение тонуса мышц головы и возвращение головы в естественное положение. При повороте шеи вокруг своей оси возникает возбуждение рецепторов мышц шеи, обеспечивающее перераспределение тонуса мышц туловища. Туловище приводится в соответствие с положением шеи. При положении лежа на боку возникает несимметричное раздражение рецепторов кожи боков. Информация с рецепторов в этих условиях обеспечивает перераспределение тонуса мышц головы и туловища и возврат головы и туловища в нормальное положение.

Перемещение (локомоция). Последовательность мышечных сокращений, определяющих специфические двигательные реакции, предопределяется программой действия в нервном центре (совокупность определенных нейронов спинного, продолговатого, среднего мозга, ретикулярной формации, мозжечка, промежуточного мозга, подкорковых ядер, лимбической системы и коры больших полушарий) и корректируется с экстерорецепторов и проприорецепторов. В зависимости от поступающей информации, условий внешней и внутренней среды формируются «схема тела», различные программы и прообразы движений, распределения возбуждения и торможения различных модулей. Программа действия по эфферентным проводникам поступает к мышцам. В зависимости от задачи движения мышцы сокращаются либо содружественно, либо реципрокно. Большие мышечные группы объединяются в пространственно-временные комплексы — синергии, благодаря чему упрощается обеспечение сложных двигательных реакций (шаг, бег, лягание, бодание, вспрыгивание и др.).

Изменения состояния мышц при движении воспринимают проприорецепторы (рецепторы мышц, сухожилий, фасций и суставов), информация поступает в нервный центр и сливается с прообразом результата, обеспечивая коррекцию. Большую роль при осуществлении двигательных приспособительных реакций играют

вестибулярный, зрительный и слуховой анализаторы, обеспечивающие пространственную динамику мышечной активности.

Каждый вид и особь животных имеет репертуар «фиксированных» последовательных движений. Поведение животных зависит от мотивационного состояния. Та или иная мотивация возникает в результате восходящих активирующих влияний (повышение концентрации половых гормонов, уменьшение концентрации в крови питательных веществ и др.). Усиливающее или тормозящее действие на мотивационное возбуждение оказывает окружающая обстановка. Важную роль в определении двигательных реакций играют внешние раздражители.

У животных при большом числе опорных конечностей (четвероногие) поза стояния является статически устойчивой, и для ее поддержания достаточно обеспечивать необходимую упругую жесткость конечностей. Ходьба представляет собой непрерывную смену статически устойчивых поз. При ходьбе и беге движения создаются за счет отталкивания от грунта.

Способ перемещения животного называется *аллюр*. Различают следующие аллюры: шаг, прыжок, рысь, галоп, иноходь, карьер и пр.

Шаг — основной вид движения. При шаге происходит согласованное движение конечностей. Одной конечностью животное опирается, другую переносит вперед, третьей также опирается, а четвертой отталкивается. Перенос конечности вперед сопровождается сгибанием в нижних суставах (подниманием), затем сгибанием конечности в верхних суставах (перемещением вперед), разгибанием и опусканием конечности. Подъем конечности при движении вызывает перераспределение тонуса мышц, повышение тонуса разгибателей конечностей, на которые животное опирается. Длина шага у лошади 1,4...1,8 м, скорость 6...7 км/ч.

Прыжок. Животное за счет перераспределения тонуса мышц отталкивается от почвы передними конечностями, при этом туловище принимает положение «стойки», голову закидывает слегка назад, затем отталкивается тазовыми конечностями, осуществляет полет вперед и приземляется.

Рысь — это перемещение, при котором животное ставит на землю одновременно одну переднюю и одну заднюю конечности противоположной стороны.

Галоп — быстрое перемещение скачками.

Иноходь — перемещение, при котором одновременно выносятся вперед вначале обе правые ноги, а затем обе левые.

Карьер — это ускоренный галоп.

Движения, сопровождающиеся потоком импульсов с проприорецепторов и активацией ретикулярной формации, поддерживают тонус всех нервных центров и, как следствие, всех периферических органов, активируют обменные процессы, рост, повышают резистентность организма животного.

ГИПОДИНАМИЯ

Гиподинамия — уменьшение мышечных усилий, затрачиваемых на перемещение тела в пространстве, у животных при содержании в замкнутых помещениях малого размера; вызывает ослабление деятельности всех органов, систем и расстройство их взаимосвязей в организме. Снижается энергообмен и потребность в корме, развиваются детренированность сердечно-сосудистой системы и дистрофия мышечной ткани, перестраивается обмен веществ — увеличивается доля жирового компонента в массе тела, происходит деминерализация костной ткани, уменьшается концентрация ряда гормонов в крови. В результате этого снижается устойчивость организма к действию неблагоприятных факторов, падает продуктивность, отмечаются бесплодие и задержка последа после родов, особенно эти сдвиги характерны для высокопродуктивных животных. Ежедневный моцион животных является непременным условием поддержания физиологического тонуса всех нервных центров, гормонального статуса, нормального обмена веществ. Суточная доля движений у разных животных различна.

Глава IX СИСТЕМА КРОВИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ КРОВИ

Системой крови называют кровь, органы кроветворения, механизмы регуляции состава и свойств крови. Специфика этой системы определяется составом и свойствами крови. Кровь, тканевая жидкость и лимфа в совокупности образуют внутреннюю среду организма.

Кровь представляет собой жидкую ткань животного организма. Она имеет красный цвет, который ей придают эритроциты (красные кровяные тельца). Кровь состоит из жидкой части — плазмы и форменных элементов — эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов.

Объем циркулирующей крови в зависимости от массы тела у взрослых животных разных видов следующий: крупный рогатый скот — 8,2 %, козы — 7,3, овцы — 8,7, лошади — 10, свиньи — 7, куры — 8,5, кролики — 5,4, собаки — 6,8, кошки — 5 % от массы тела, у человека — около 7...8 %.

Состав и физико-химические свойства крови, как и всей внутренней среды организма, относительно постоянны. Кровь характеризуется определенными вязкостью, относительной плотностью, осмотическим давлением, активной реакцией, онкотическим давлением.

ПЛАЗМА КРОВИ

Плазма крови (составляет в среднем 60 % объема крови) — полупрозрачная жидкость желтоватого цвета, состоящая из воды (в среднем 90 %) и сухого вещества (около 10 %), которое включает органические и неорганические соединения. Органические вещества плазмы крови представляют белки — альбумины, глобулины, фибриноген, протромбин и др. — 60...90 г/л, аминокислоты — 5...14 мг/100 мл, мочевины — 3,33...8,32 ммоль/л, глюкоза — 0,6...1,2 г/л, нейтральные жиры — 1,50...3,0 г/л, минеральные вещества — 9 г/л (преимущественно ионы натрия, калия, кальция, фосфора, хлора), ферменты, гормоны и другие вещества. Удельный вес плазмы равен 1,025...1,029; pH незначительно колеблется в пределах 7,37...7,43. Реакция крови может колебаться максимум до pH 7,8 и минимум до pH 7,0. Нарушение реакции крови, понижение (ацидоз) и повышение (алкалоз) ее может привести к гибели животного. Реакцию плазмы крови обеспечивают четыре буферные системы: карбонатная, фосфатная, гемоглобина и белков плазмы крови.

Концентрация растворенных в плазме веществ может быть выражена осмотическим давлением. Осмотическое давление в большей степени обеспечивается хлоридом натрия. Раствор хлорида натрия в концентрации 0,85 % имеет такое же осмотическое давление, как и давление плазмы крови.

ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

ЭРИТРОЦИТЫ

Эритроциты — красные кровяные тельца (цв. рис. IV, V). Количество их в крови человека составляет $(3,7...5,1)10^{12}$ в 1 л, у животных: лошади — $(8...10)10^{12}$, крупного рогатого скота — $(5,6...7,5)10^{12}$, овцы и козы — $(7,5...12,5)10^{12}$, свиньи — $(6...7,5)10^{12}$, кролика — $(5...7,5)10^{12}$, птицы — $(2,5...4,5)10^{12}$, собаки — $(5,2...8,4)10^{12}$, кошки — $(5...12)10^{12}$ в 1 л.

Эритроциты имеют своеобразную форму двояковогнутого диска, в поперечном разрезе напоминают гантели. Благодаря такой форме поверхность эритроцита увеличивается в 1,5 раза. Эритроцит состоит из стромы и полупроницаемой оболочки.

Основной составной частью эритроцитов является гемоглобин. Содержание гемоглобина в крови в среднем составляет у крупного рогатого скота 1,4...1,86 ммоль/л, лошади — 1,24...2,02, овцы и козы — 1,09...1,7, свиньи — 1,4...1,7, птицы — 1,24...2,02, кролика — 1,55...1,86, собаки — 1,705...2,635, кошки — 1,24...1,86 ммоль/л и у человека от 1,86 до 2,17 ммоль/л. Гемоглобин легко присоединяет кислород, превращаясь в оксигемоглобин, и легко его отщепляет. Благодаря этому эритроциты обеспечивают транспорт кис-

лорода от легких к тканям. Гемоглобин, соединяясь с диоксидом углерода, превращается в карбогемоглобин. В таком виде эритроциты транспортируют часть (5 %) диоксида углерода от тканей к легким.

Свойства эритроцитов.

1. Осмотические свойства. Осмотическое давление в эритроцитах создается белками и низкомолекулярными веществами. Мембрана эритроцитов пропускает низкомолекулярные вещества. В гипертонической среде эритроциты теряют воду и сморщиваются, а в гипотонической среде вода поступает в эритроцит, мембрана его разрушается и гемоглобин выходит в плазму. Это явление называется *осмотический гемолиз*.

2. Пластичность. Эритроциты легко изменяют свою форму под действием внешних сил, благодаря этому они проходят через капилляры.

3. Оседание эритроцитов. Удельный вес эритроцитов (1,096) выше, чем плазмы (1,027), поэтому они склонны оседать, образовывать агрегаты. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) является показателем состояния крови. В пробирке с кровью, лишенной возможности свертываться, эритроциты медленно оседают на дно. Скорость оседания эритроцитов у человека составляет 3...6 мм за первый час (у женщин — 8...10 мм), у лошади — 63 мм, у коровы — 0,58 мм.

4. Эритроциты адсорбируют и транспортируют питательные вещества, воду, гормоны и другие биологически активные вещества.

Эритроциты образуются и развиваются в красном костном мозге, который находится в плоских костях и метафизах трубчатых костей (см. цв. рис. V). В процессе созревания эритроциты теряют ядро и поступают в кровь. Продолжительность жизни эритроцитов составляет 120...130 сут; разрушаются в печени и селезенке.

ЛЕЙКОЦИТЫ

Лейкоциты — белые кровяные тельца, содержащие ядра (см. цв. рис. IV). В крови крупного рогатого скота содержится $(6...10)10^9$ в 1 л, лошади — $(7...12)10^9$, овцы — $(6...11)10^9$, свиньи — $(8...16)10^9$, кролика — $(6...9)10^9$, птицы — $(20...40)10^9$, собаки — $(8,5...10,5)10^9$, кошки $(4...30)10^9$ в 1 л, а у человека — $(4...8,8)10^9$ в 1 л крови. Содержание лейкоцитов в крови в естественных условиях колеблется в больших пределах и может увеличиваться после приема пищи, тяжелой мышечной работы, при воспалительных заболеваниях.

Различают несколько видов лейкоцитов, отличающихся друг от друга размерами, наличием или отсутствием зернистости в протоплазме, формой ядра и др. Это следующие виды лейкоцитов: *базофилы* (0,6...1,5 %) — продуцируют гепарин и гистамин, *эозинофилы* (1...7 %) — обладают способностью к фагоцитозу и разрушению на

своей поверхности токсинов белковой природы, *нейтрофилы* (30...51,4 %) — фагоцитируют бактерии и продукты распада тканей, *лимфоциты* (40...60 %) — усиливают выработку иммуноглобулинов и *моноциты* (3...7 %) — тканевые макрофаги.

Процентное соотношение отдельных форм лейкоцитов крови называется *лейкоцитарной формулой*: эозинофилов — 1...7 %, базофилов — 0,6...5,0, палочкоядерных нейтрофилов — 0,25...6,0, сегментоядерных — 30...48, лимфоцитов — 40...60, моноцитов — 3...7 %.

Свойства лейкоцитов.

1. Фагоцитоз, т. е. захват и пожирание бактерий, инородных тел и др.

2. Разрушение токсинов белкового происхождения.

3. Образование иммунных тел (антител) в ответ на поступление антигена, т. е. образование иммунитета.

Иммунитет — это невосприимчивость организма к инфекционным и неинфекционным агентам (антигенам), обусловленная наличием в крови и тканях специальных защитных веществ — антител. Они представляют собой белковые вещества (иммуноглобулины), которые вырабатываются в ответ на чужеродный белок (микробный белок), проникший в организм. Все антитела специфичны и оказывают действие только против определенной инфекции. Антитела могут сохраняться в организме длительное время, защищая его.

Лейкоциты образуются и развиваются в красном костном мозге (см. цв. рис. V). Лимфоциты, кроме того, образуются еще и в лимфатических узлах, селезенке, миндалинах, лимфоидной ткани кишечника. Образование и разрушение лейкоцитов происходят непрерывно. Живут лейкоциты от нескольких часов до нескольких (3 и более) дней; исключение составляют лимфоциты, часть которых живет несколько лет или в течение всей жизни индивидуума (человека, животных). На ранней стадии развития часть лимфоцитов переходит в тимус, а часть — в лимфатические узлы кишечника, где они созревают, приобретают особые свойства и роли, превращаются в Т-лимфоциты и В-лимфоциты. Т-лимфоциты обеспечивают клеточные реакции, а В-лимфоциты — выработку антител.

ТРОМБОЦИТЫ

Тромбоциты — кровяные пластинки; имеют малый размер (самые мелкие из форменных элементов), нежное строение и чрезвычайно ранимы во внешней среде (быстро разрушаются), безъядерные (см. цв. рис. IV).

В крови у крупного рогатого скота содержится $450 \cdot 10^9$, лошади — $350 \cdot 10^9$, овцы, козы — $350 \cdot 10^9$, свиньи — $210 \cdot 10^9$, кролики — $190 \cdot 10^9$, птицы — $50 \cdot 10^9$, собаки — $(250...550) \cdot 10^9$, кошки — $(9...90) \cdot 10^9$ в 1 л, а у человека — $(200...400) \cdot 10^9$ в 1 л крови.

Тромбоциты принимают участие в свертывании крови, обеспечивают ретракцию сгустка крови и лизис его, влияют на тонус сосудистой стенки. Часть тромбоцитов изливает содержимое в эндотелиоциты, «кормит» эндотелий сосудов.

Живут тромбоциты 8...11 сут. Гибель их происходит в селезенке. Количество их увеличивается при травмах, повреждении сосудов. Образование тромбоцитов (тромбоцитопоз) происходит в красном костном мозге (см. цв. рис. V).

СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

Кровь обладает свойством свертывания. *Свертыванием* называется переход крови из жидкого состояния в желеобразный сгусток. Свертывание крови происходит при повреждении кровеносного сосуда и сопровождается образованием сгустка (называемого тромбом), который закупоривает дефект и предотвращает кровотечение.

Кровь у крупного рогатого скота свертывается в течение 6 мин, у лошадей — 11, свиней — 3, овец и коз — 2,5, кроликов — 4, птиц — 0,5...2, кошек и собак — 2,5 мин, а у человека в течение 3...4 мин.

При повреждении ткани и кровеносного сосуда из разрушающихся тромбоцитов и ткани выделяются *тромбопластины*, которые взаимодействуют с факторами плазмы крови и ионами кальция, претерпевают ряд изменений, и в результате образуется *протромбиназа* (тканевая и кровяная). Образовавшаяся протромбиназа действует на неактивный фермент — белок плазмы *протромбин* и переводит его в активный фермент *тромбин*. Тромбин действует на белок плазмы *фибриноген* и при взаимодействии с факторами плазмы крови и ионами кальция превращает его в *фибрин*. Фибрин нерастворим в воде и выпадает в виде нитей, образуя сеть, в которой задерживаются форменные элементы крови, т. е. образуется *тромб*. Из тромбоцитов поступают серотонин и катехоламины, которые вызывают сужение сосуда, а также особый фактор — *тромбостенин*, вызывающий *ретракцию сгустка крови*.

В обычных условиях образованию тромбина препятствует *противосвертывающая система* (антипротромбопластин, антитромбопластин). Образующийся в небольших количествах фибрин растворяет фибринолизин (*фибринолитическая система*).

ГРУППЫ КРОВИ

Эритроциты содержат на себе специальные вещества — антигены (агглютиногены). У человека известны два агглютиногена — А и В. В плазме крови найдены антитела (агглютинины). Их у человека известно два — α и β .

В зависимости от сочетания агглютиногенов в эритроцитах и агглютининов в плазме кровь делят на группы. У человека установлены четыре комбинации антигенов и антител, т. е. имеется 4 группы крови: I (0) группа — не содержит агглютиногены, а только агглютинины а и b; II (A) группа — содержит агглютиногены A и агглютинины b; III (B) группа — содержит агглютиногены B и агглютинины a; IV (AB) группа — содержит A и B агглютиногены и не имеет агглютининов.

Кроме того, в крови человека найден специальный фактор, названный *резус-фактор*. Резус-фактор содержится в эритроцитах примерно у 85 % людей. У людей, имеющих резус-фактор, резус-фактор крови положительный, если же его нет — отрицательный. При введении резус-положительной крови человеку, у которого резус-отрицательная кровь, у последнего происходит выработка специальных антител, которые разрушают его эритроциты. Повторное введение такой крови может вызвать шок.

Необходимость знания групп крови, резус-фактора связана с практикой переливания крови. Переливают от одного человека другому при необходимости только одногруппную и однорезусную кровь. Переливание крови другой группы (несовместимой крови) может вызвать гемотрансфузионный шок (при этом антигены склеивают эритроциты, содержащие одноименные антигены, эритроциты разрушаются, вызывая внутрисосудистое свертывание крови и закупорку микроциркуляторных сосудов) и нередко смерть.

В эритроцитах сельскохозяйственных животных обнаружено большое количество антигенных факторов, которые обозначают заглавными латинскими буквами (A, B, C и т. д.). Естественных антител (это антитела а и b) в плазме крови мало или их нет. Поэтому о группах крови животных делают заключение только по антигенной характеристике эритроцитов. Антигены, наследование которых взаимообусловлено, составляют систему групп крови. У крупного рогатого скота определяют 100 антигенных факторов, которые объединены в 12 систем, у свиней — 50 и 14, у овец — 7 систем, у лошадей — 8, у кур — 14 систем.

По группам крови у животных прослеживают генетические связи. Установлены связи групп крови с уровнем продуктивности и жизнеспособности.

РЕГУЛЯЦИЯ КОЛИЧЕСТВА ФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КРОВИ, ОБЪЕМА ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ

Регуляция количества форменных элементов крови. Изменения количества эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов воспринимают рецепторы, которые находятся главным образом в костном мозге, сосудах, селезенке, лимфатических узлах, лимфоидной тка-

ни кишечника и миндалин, печени, почках, гипоталамической области. Далее информация с рецепторов передается в нервный центр — основная группа нейронов в гипоталамусе, где формируется новая программа действия. Она поступает по эфферентным проводникам в составе костных нервов, вегетативных нервов, в виде гормонов (почечные тканевые гормоны — эритропоэтины, лейкопоэтины, тромбоцитопоэтины и др.) к исполнительным органам (красный костный мозг, лимфатические узлы, селезенка, лимфоидная ткань кишечника и миндалин, печень, почки, вилочковая железа) и вызывает приспособление образования и разрушения форменных элементов соответственно новым условиям. Общий уровень образования форменных элементов крови определяется деятельностью нервной системы и всех желез внутренней секреции.

Регуляция объема циркулирующей крови. Изменение объема крови воспринимается волномрецепторами сердца (правого и левого предсердий, правого желудочка), устья легочных вен, вен конечностей, каротидного синуса, барорецепторами дуги аорты и каротидного синуса. Информация с рецепторов посылается в нервный центр — гипоталамус, где формируется программа действия. Сформировавшаяся программа поступает от нервного центра по симпатическим и парасимпатическим (блуждающим) нервам и в виде гормонов — адреналина, норадреналина, альдостерона, антидиуретического гормона к сосудам, органам депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, почки, мышцы), пищеварительным железам, всасывательному аппарату желудка и кишечника, приспособливает объем циркулирующей крови к новым условиям. Состав плазмы крови регулируется деятельностью нервной системы и всех желез внутренней секреции.

Органы образования плазмы крови — печень, пищеварительные железы.

Глава X

ИММУННАЯ СИСТЕМА. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИММУННОЙ СИСТЕМЫ. ГУМОРАЛЬНЫЙ И КЛЕТочный ИММУНИТЕТ

Организм животного устойчив ко всему для него генетически чужеродному. Такая устойчивость, или резистентность, организма к воздействию различных повреждающих факторов (как поступающих извне, так и к собственным измененным клеткам) обусловлена целым рядом защитных механизмов.

Прежде всего это механизм неспецифической защиты (естественная резистентность). Он представлен механическими барьерами кожи и слизистых оболочек, препятствующими проникновению микроорганизмов и другого чужеродного внутрь организма. Эти барьеры дополняются деятельностью мерцательного эпителия, свойствами слизи, лизоцима, лактоферина и интерферонов. В случае проникновения генетически чужеродного начала через кожу и слизистые оболочки в их удалении и удалении измененных клеток собственного организма участвуют комплемент, нейтрофилы, другие гранулоциты, макрофаги.

Помимо механизма неспецифической защиты в обеспечении устойчивости к инфекционным и другим чужеродным агентам участвуют механизмы специфической защиты — иммунная система, лимфоциты, антитела которые являются продуктом деятельности иммунной системы.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунная система — это специальная система организма, обеспечивающая защиту его от всего генетически чужеродного, распознающая антигены, поступающие извне, и собственные измененные клетки. Она вместе с нервной и эндокринной системами обеспечивает поддержание постоянства иммунного статуса организма и его приспособление к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды, контролируя качественное постоянство генетически обусловленного клеточного и гуморального состава организма.

Иммунная система обеспечивает: 1) защиту организма от внедрения чужеродных клеток и от возникших в организме модифицированных клеток (например, злокачественных); 2) уничтожение старых, дефектных и поврежденных собственных клеток, а также клеточных элементов, не соответствующих данной фазе развития организма; 3) нейтрализацию с последующим удалением всех генетически чужеродных для данного организма высокомолекулярных веществ биологического происхождения (белков, полисахаридов, липополисахаридов и др.); 4) продукцию разнообразных биологически активных веществ, обладающих широким спектром действия и поддерживающих сложную ответную реакцию всего организма на внедрение чужеродных клеток, вирусов, иммунное повреждение, а также воспаление, репарацию и регенерацию (цитокинов, ростовых факторов, медиаторов воспаления и пр.); 5) вовлечение для оптимизации реализуемых ею защитных реакций нервной и эндокринной систем.

Иммунная система представлена совокупностью органов, тканей и клеток, деятельность которых обеспечивает иммунитет, механизмы регуляции их деятельности.

ОРГАНЫ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Органы и ткани иммунной системы подразделяются на центральные и периферические.

Центральные органы иммунной системы. К центральным органам иммунной системы относятся красный костный мозг, тимус (вилочковая железа), фабрициева бурса (у птиц) и лимфатические узлы кишечника (у млекопитающих); в период внутриутробного (антенатального) развития — печень.

Все клетки иммунной системы происходят из гемопоэтических (кроветворных) стволовых клеток красного костного мозга и печени (у плодов), которые затем дифференцируются. Главными клетками иммунной системы являются лимфоциты. В центральных органах иммунной системы происходит созревание лимфоцитов.

Красный костный мозг. Здесь происходит размножение и одновременно раннее, антигеннозависимое, созревание и дифференцировка (приобретение характерных морфологических и функциональных свойств) лимфоцитов. Уменьшение количества стволовых клеток костного мозга и нарушение их дифференцировки приводят к иммунодефицитам.

Тимус. В нем происходит дифференцировка клеток-предшественниц Т-лимфоцитов и превращение их в зрелые Т-лимфоциты. Часть созревающих Т-лимфоцитов направлены против собственных антигенов. Регулируют дифференцировку и функции Т-лимфоцитов вырабатываемые здесь же гормоны (например, тимозин).

Фабрициева бурса (сумка). Дивертикул клоаки у птиц, где поселяются стволовые клетки. Здесь они созревают и дифференцируются в В-лимфоциты (называют бурсозависимыми). У млекопитающих созревание В-лимфоцитов осуществляется в лимфатических узлах кишечника.

В- и Т-лимфоциты от центральных органов переносятся кровью к периферическим органам иммунной системы. Т-лимфоциты в дальнейшем формируют клеточный иммунитет, а В-лимфоциты — гуморальный.

Периферические органы иммунной системы. В них поступают зрелые лимфоциты — это лимфоузлы, селезенка, лимфатические фолликулы по ходу пищеварительного тракта. Эти органы связаны между собой кровеносными и лимфатическими сосудами. Перемещаясь по этим сосудам, В- и Т-лимфоциты получают информацию об антигене, контактируя с ним, и передают ее во все органы иммунной системы, где они пролиферируют и дифференцируются, превращаясь в иммунокомпетентные клетки.

Лимфатические узлы. Расположены по ходу лимфатических сосудов, задерживают антигены и предотвращают их

распространение. В паренхиме лимфоузла различают корковое и мозговое вещество. Корковое вещество — В-зависимая зона (содержит лимфатические фолликулы, состоящие в основном из В-лимфоцитов); паракортикальная зона — Т-зависимая зона (Т-лимфоциты расположены преимущественно в паракортикальной зоне).

Селезенка. Задерживает и уничтожает антигены, циркулирующие в крови. Лимфоидная ткань селезенки представлена островками белой пульпы, которые, подобно лимфоузлам, имеют фолликулярное строение и разделены на В- и Т-зависимые зоны.

Лимфатические фолликулы пищеварительного тракта. Это миндалины, собственно лимфатические фолликулы и пейеровы бляшки. Лимфатические фолликулы также разделены на В- и Т-зависимые зоны. Большое количество лимфоцитов находится в собственной слизистой оболочке и среди клеток эпителия тонкого и толстого отделов кишечника.

КЛЕТКИ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Клетками иммунной системы являются лимфоциты (главные клетки иммунной системы) и фагоциты.

Лимфоциты. Это незернистые лейкоциты, развивающиеся из лимфоидных стволовых клеток. Они обладают уникальным свойством — способностью распознавать антиген. Лимфоциты подразделяют на В-, Т-лимфоциты и нулевые клетки. Т-лимфоциты составляют 70...80 %, В-лимфоциты — 10...15 % и оставшиеся лимфоциты, называемые нулевыми клетками, — около 10 % лимфоцитов крови.

Под световым микроскопом все лимфоциты выглядят одинаково. Их можно отличить друг от друга по антигенам клеточной поверхности, которые выявляются с помощью моноклональных антител, меченных флуоресцентными красителями, и функциям.

По антигенам клеточной поверхности:

выявленные с помощью моноклональных антител антигены клеточной поверхности называют *кластерами* дифференцировки и обозначают буквами *CD* (кластер дифференцировки) и нумеруют: *CD1* — Т-лимфоциты коркового вещества тимуса, *CD2* — Т- и *NK*-лимфоциты, *CD3* — Т-лимфоциты, *CD4* — Т-лимфоциты, моноциты, *CD5* — Т- и В-лимфоциты и т. д.

По функциям:

В-лимфоциты способны вырабатывать антитела к разным антигенам и являются основными эффекторами гуморального иммунитета, т. е. ответственны за гуморальный иммунный ответ. От других клеток их отличает наличие иммуноглобулинов (в основ-

ном иммуноглобулины *IgD* и *IgM*) на клеточной мембране, которые служат специфическими рецепторами для антигенов;

Т-лимфоциты участвуют в реакциях клеточного иммунитета: аллергических реакциях замедленного типа, реакции отторжения трансплантата и др., обеспечивают противоопухолевый иммунитет. Популяция Т-лимфоцитов включает две субпопуляции: лимфоциты *CD4* — Т-хелперы и лимфоциты *CD8* — цитотоксические Т-лимфоциты-киллеры и Т-супрессоры. Помимо этого существуют 2 типа Т-хелперов: *Th1* и *Th2*.

Нулевые клетки (большие гранулярные лимфоциты) имеют ряд морфологических особенностей: они несколько крупнее В- и Т-лимфоцитов, имеют бобовидное ядро. По функциональным характеристикам нулевые клетки отличаются от В- и Т-лимфоцитов тем, что распознают антиген без ограничения по главному комплексу гистосовместимости (ГКГС) и не образуют клетки памяти. Одна из разновидностей нулевых клеток — *NK*-лимфоциты. На их поверхности есть рецепторы к *Fc*-фрагменту иммуноглобулинов, благодаря чему они могут присоединяться к покрытым антителами клеткам-мишеням и разрушать их. Это явление получило название *антителозависимой клеточной цитотоксичности*. *NK*-лимфоциты могут разрушать клетки-мишени, например опухолевые или инфицированные вирусами, и без участия антител.

Фагоциты. К фагоцитам относят макрофаги, моноциты, гранулоциты (нейтрофилы, эозинофилы, базофилы). Они мигрируют в очаг воспаления, проникая в ткани сквозь стенки капилляров, поглощают и переваривают антиген.

Макрофаги и моноциты. Клетки — предшественницы макрофагов — моноциты, выйдя из костного мозга, в течение нескольких суток циркулируют в крови, а затем мигрируют в ткани. Роль макрофагов в иммунитете исключительно важна — они обеспечивают фагоцитоз, переработку и представление антигена Т-лимфоцитам. Макрофаги вырабатывают ферменты, некоторые белки, кислородные радикалы, простагландины и лейкотриены, цитокины (интерлейкины-1, -6; фактор некроза опухолей и др.). Моноциты являются также предшественниками клеток Лангерганса, клеток микроглии и других, способных к переработке и представлению антигена. В отличие от В- и Т-лимфоцитов макрофаги и моноциты не способны к специфическому распознаванию антигена.

Нейтрофилы. Основная функция — фагоцитоз. Действие нейтрофилов, как и макрофагов, неспецифично.

Эозинофилы. Игрют важную роль в защите от гельминтов и простейших. Они обезвреживают и разрушают токсины белкового происхождения, чужеродные белки. По свойствам сходны с нейтрофилами, но обладают меньшей фагоцитарной активностью. В норме эозинофилы угнетают воспаление.

Базофилы и тучные клетки. Синтезируют и выделяют медиаторы — гистамин, лейкотриены, простагландины, фактор активации тромбоцитов, которые повышают проницаемость сосудов и участвуют в воспалении. Базофилы циркулируют в крови, время их жизни составляет всего несколько суток. Тучные клетки, которых значительно больше, чем базофилов, находятся в тканях. Базофилы и тучные клетки несут на своей поверхности рецепторы иммуноглобулина *IgE* и играют важнейшую роль в аллергических реакциях немедленного типа.

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ И НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЗАЩИТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

К специфическим механизмам защиты относят гуморальное и клеточное звенья иммунной системы. Специфичность механизма заключается в способности распознавать антиген и сохранять память о нем.

К неспецифическим механизмам защиты относят фагоцитоз и опосредованное комплементом разрушение клеток.

Функционально специфические и неспецифические механизмы тесно связаны. Развитие иммунного ответа невозможно без участия макрофагов, в то же время активность макрофагов регулируется лимфоцитами.

МЕХАНИЗМЫ ИММУНИТЕТА

Иммунитет. Это невосприимчивость организма к инфекционным и другим чужеродным агентам (антигенам), обусловленная наличием в крови и тканях специальных защитных веществ — антител. Известны два основных вида иммунитета (иммунного ответа) к антигену — гуморальный и клеточный.

Антигены. Это вещества, которые несут признаки чужеродной для организма генетической информации и вызывают иммунный ответ. При попадании в организм вызывают образование специфических нейтрализующих их антител. Распознаются в организме Т-лимфоцитами и специфическими антителами. Антигены обычно представляют собой высокомолекулярные соединения (микробный белок, белки других видов животных и др.), состоящие из макромолекулы-носителя молекулярной массой более 10 тыс. (белки или полисахариды) и структурных компонентов (детерминант) на поверхности молекулы. Они обычно поступают в организм через слизистые оболочки дыхательной и пищеварительной систем.

Антитела. Представляют собой специфические соединения — иммуноглобулины (белковые вещества), образующиеся в организ-

ме в ответ на чужеродный белок (антиген), проникший в него. Все антитела специфичны и оказывают действие только против определенного антигена (инфекции). Антитела могут сохраняться в организме длительное время, защищая его.

Иммуноглобулины — это гликопротеины, секретируемые плазматическими клетками. Выработка антител происходит, как правило, после антигенной стимуляции. Известны 5 классов иммуноглобулинов — *IgA*, *IgG*, *IgM*, *IgD* и *IgE*.

В основе строения молекул иммуноглобулинов лежит Y-образная структура, состоящая из двух тяжелых и двух легких цепей, соединенных дисульфидными мостиками. Антитела имеют антигенсвязывающие *Fab*-фрагменты и фрагмент *Fc*, который не связывает антигены, но может реагировать с макрофагами, лимфоцитами и факторами комплемента.

Иммуноглобулины различаются по типу полипептидных цепей и функциям.

Для распознавания всего многообразия антигенов окружающей среды иммунная система вырабатывает не менее 10^8 антител разной специфичности. Специфичность антител, т. е. способность распознавать какой-либо один определенный антиген, определяется аминокислотной последовательностью переменных областей полипептидных цепей, которые кодируются ДНК. Так, в зрелом В-лимфоците участок ДНК, кодирующий переменность областей полипептидных цепей, состоит из 5 генов.

Различия иммуноглобулинов по функциям:

IgG — основные иммуноглобулины плазмы крови. Обладают максимальной способностью проникать в ткани. Поэтому наиболее эффективно связывают и удаляют антигены (нейтрализация, опсонизация, агглютинация антигенов, разрушение бактерий, гемолиз). Вырабатываются как при первичном, так и при вторичном иммунном ответе. Основной класс иммуноглобулинов, вырабатываемых при вторичном иммунном ответе;

IgM — иммуноглобулины, проникающие в ткани (исключение — не проходят через плаценту). Осуществляют нейтрализацию, опсонизацию и агглютинацию антигенов, вызывают разрушение микроорганизмов бактерий, гемолиз (обеспечивают первую линию защиты организма). Являются естественными антителами к эритроцитарным антигенам *A*, *B* и др. Они — антигенраспознающий рецептор В-лимфоцитов и составляют основную долю иммуноглобулинов, вырабатываемых при первичном иммунном ответе;

IgA — иммуноглобулины, находящиеся в секрете слизистых оболочек (в стенке кишечника новорожденных специальный механизм обеспечивает переход *IgA* в кровь), молозиве (основной иммуноглобулин) и крови. Они осуществляют нейтрализацию ан-

тигена на уровне слизистых оболочек, т. е. обеспечивают местную защитную реакцию;

IgD — иммуноглобулины, находящиеся на мембранах В-лимфоцитов. Выполняют роль рецепторов, обеспечивающих распознавание антигенов; в плазме их мало. Участвуют в развитии местного иммунитета.

IgE — иммуноглобулины, фиксированные на мембранах тучных клеток и базофилах. Связываются с антигеном с высвобождением медиаторов воспаления. Повышают проницаемость сосудов при контакте с антигеном, участвуют в аллергических реакциях немедленного типа.

ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ

Гуморальный иммунитет связан с образованием антител. Антигенраспознающие рецепторы В-лимфоцитов представляют собой молекулы иммуноглобулинов. При связывании антигена с соответствующим рецептором и под влиянием цитокинов, выра-

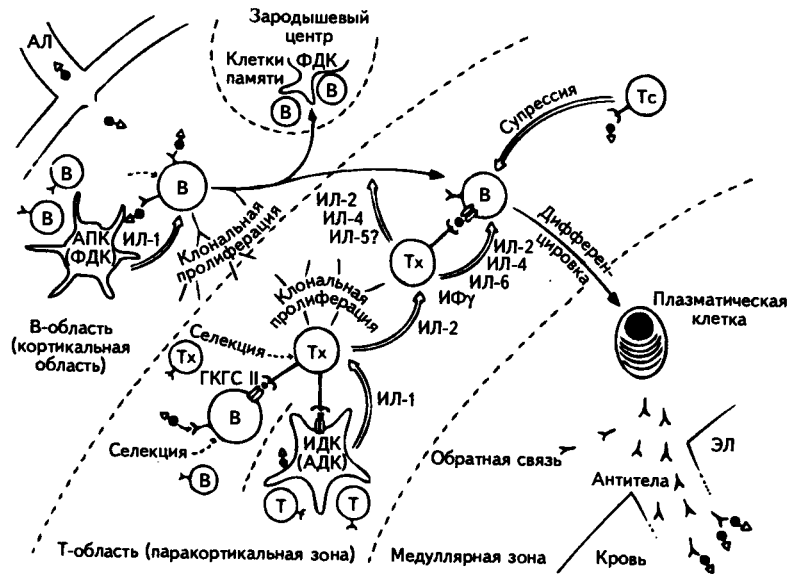


Рис. 31. Основные этапы формирования гуморального иммунного ответа (по Дж. Плейферу, 1999):

АЛ — афферентный (приносящий) лимфатический сосуд; В — В-лимфоцит; АПК — антиген-представляющая клетка; ФДК — фолликулярная дендритная клетка, специализированная для представления антигена В-лимфоцитам в кортикальной области; ИЛ-1 — интерлейкин-1; Тх — Т-хелпер; ГКГС II — молекула главного комплекса гистосовместимости II; ИДК — интердиендритная дендритная клетка, специализированная для представления антигена Т-лимфоцитам в паракортикальной зоне; ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-5, ИЛ-6 — соответственно интерлейкины 2, 4, 5, 6; ИФУ — интерферон, выделяемый Т-хелпером; ЭЛ — эфферентный (выносящий) лимфатический сосуд

батываемых моноцитами, макрофагами и Т-лимфоцитами, происходит активация В-лимфоцитов, которые начинают делиться и дифференцироваться в лимфатических узлах в плазматические клетки (рис. 31). Часть активированных В-лимфоцитов превращается в клетки памяти, которые обеспечивают более быстрый и эффективный иммунный ответ при повторном контакте с антигеном.

Выделяют 4 стадии первичного иммунного ответа. На первой стадии, которая занимает 3...4 сут, антитела к соответствующему антигену в сыворотке отсутствуют. На второй стадии появляются **IgM** и спустя 10...14 сут после контакта с антигеном — **IgG**. На третьей стадии уровень антител остается постоянным. Четвертая стадия первичного иммунного ответа обычно растягивается на месяцы. Она характеризуется постепенным снижением уровня антител.

Вторичный иммунный ответ развивается при повторном контакте с антигеном. Антитела, главным образом иммуноглобулины **IgG**, появляются быстрее и в более высоком титре, чем при первичном иммунном ответе.

КЛЕТОЧНЫЙ ИММУНИТЕТ

Клеточный иммунитет связан с образованием специализированных клеток, реагирующих с антигеном посредством его связывания и последующего разрушения (рис. 32). Иммунная реакция опосредована клетками — цитотоксическими Т-лимфоцитами и Т-хелперами. Цитотоксические Т-лимфоциты непосредственно контактируют с чужеродными клетками и разрушают их, а Т-хелперы вырабатывают биологически активные вещества — **цитокины**, активирующие макрофаги. По способности вырабатывать разные цитокины и участвовать в регуляции клеточного и гуморального иммунитета Т-хелперы подразделяют на **Th1** и **Th2**. Первые вырабатывают интерферон- γ и интерлейкин-2, стимулируют пролиферацию цитотоксических Т-лимфоцитов и активируют макрофаги, вторые — интерлейкины-4, -5, -6, стимулируют пролиферацию и дифференцировку В-лимфоцитов, а также синтез антител разных классов.

Т-клетки связывают антигены, если они ассоциированы с расположенными на поверхности животных клеток определенными антигенными структурами, которые называются главным **комплексом гистосовместимости**.

Главный комплекс гистосовместимости (ГКГС) — это группа генов и кодируемых ими антигенов клеточной поверхности, которые играют важнейшую роль в распознавании чужеродного и развитии иммунного ответа. Антигены ГКГС подразделяют на антигены классов I и II. Антигены ГКГС класса I

Гуморальный иммунитет

Опосредован антителами
Клетки-эффекторы — В-лимфоциты
Пассивный иммунитет формируется при введении сыворотки
Основа антибактериального иммунитета

Клеточный иммунитет

Опосредован клетками
Клетки-эффекторы — Т-лимфоциты
Пассивный иммунитет формируется при введении лимфоцитов
Основа противовирусного, противоопухолевого, противомикозного иммунитета

При иммунном ответе обычно действуют механизмы как гуморального, так и клеточного иммунитета. Гуморальный иммунный ответ быстрее клеточного. Как в гуморальной, так и в клеточной системе вторичные иммунные ответы протекают быстрее и интенсивнее, чем первичные.

ФАГОЦИТОЗ

Фагоцитоз играет важнейшую роль в защите организма от чужеродного и служит неспецифическим клеточным защитным механизмом.

Фагоциты делят на две группы: циркулирующие и тканевые. К циркулирующим фагоцитам относят все гранулоциты и моноциты, к тканевым — макрофаги соединительной ткани, купферовские клетки, дендритные клетки селезенки и лимфатических узлов, клетки Лангерганса, альвеолярные и интерстициальные макрофаги легких, клетки микроглии и др. Нарушения функций фагоцитов приводят к повышенной восприимчивости организма животных к инфекциям.

Фагоцитоз включает в себя несколько стадий.

1. Хемотаксис (направленное движение фагоцита к антигену). Фагоциты могут перемещаться хаотично и направленно. Направленное движение фагоцитов называется *хемотаксисом*. Известно множество веществ, вызывающих хемотаксис, например анафилотоксины, продукты жизнедеятельности бактерий, лейкотриены и др.

2. Адгезия (прилипание) фагоцитов к эндотелию.

3. Выход фагоцитов во внесосудистое пространство.

4. Опсонизация антигена (связывание с антителами и компонентом) и прикрепление к нему фагоцита. При этом происходит обволакивание поверхности чужеродных частиц антителами или компонентами комплемента — облегчается поглощение чужеродных частиц фагоцитами.

5. Фагоцитоз — поглощение чужеродной клетки или частицы фагоцитом с образованием вакуоли — *фагосомы*. Фагосома затем сливается с лизосомой, в результате чего в нее попадают ферменты, разрушающие фагцитированный материал. Важную роль в его уничтожении играют кислородные радикалы, продукция кото-

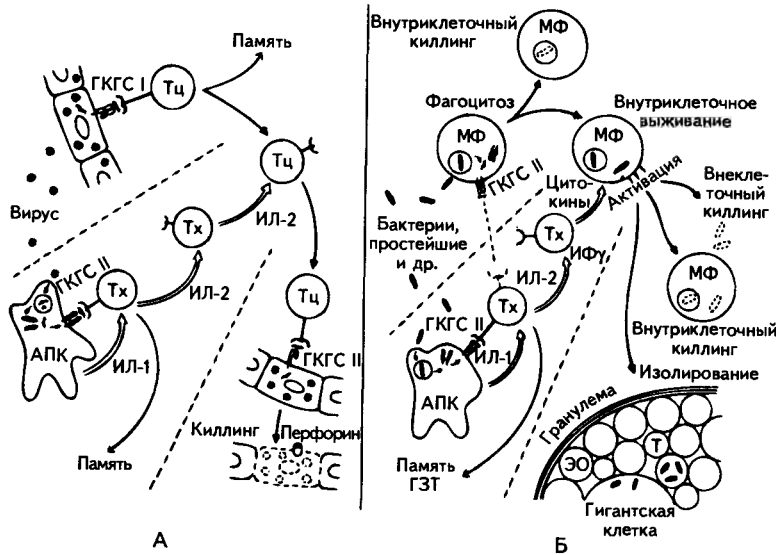


Рис. 32. Основные этапы формирования клеточного иммунного ответа
(по Дж. Плейферу, 1999):

А — иммунитет против вирусов; Б — иммунитет против бактерий и других паразитов; Тс — цитотоксический Т-лимфоцит (Т-киллер); ГКГС I — молекулы ГКГС класса I; ГКГС II — молекулы ГКГС класса II; Тх — Т-хелпер; АПК — антигенпредставляющая клетка; ИЛ-1 — интерлейкин-1; ИЛ-2 — интерлейкин-2; МФ — макрофаг; ИФУ — интерферон, выделяемый Т-хелперами; ЭО — эозинофил; Т — Т-лимфоцит

участвуют в распознавании трансформированных клеток цитотоксическими Т-лимфоцитами. Антигены ГКГС класса II обеспечивают взаимодействие между Т-лимфоцитами и макрофагами в процессе иммунного ответа. Т-хелперы распознают чужеродный антиген лишь после его переработки макрофагами, соединения с антигенами ГКГС класса II и появления этого комплекса на поверхности макрофага. Способность Т-лимфоцитов распознавать чужеродные антигены только в комплексе с антигенами ГКГС называют *ограничением по ГКГС*.

Клеточный иммунитет проявляется в виде:

- 1) аллергических реакций замедленного типа (например, туберкулиновые пробы, аллергический контактный дерматит);
- 2) защиты против внутриклеточных паразитов;
- 3) противовирусного и противомикозного иммунитета;
- 4) отторжения трансплантата;
- 5) противоопухолевого иммунитета.

рых резко возрастает при контакте фагоцитов с бактериями или чужеродными частицами. Кроме того, в процессе фагоцитоза накапливаются галогенсодержащие радикалы, также обладающие бактерицидным действием. По продукции кислородных радикалов в ответ на введение чужеродных частиц можно оценить цитотоксическую активность фагоцитов.

6. Активация метаболизма фагоцитов.

7. Расщепление антигена.

КОМПЛЕМЕНТ

Комплемент — это группа белков крови, состоящая из протеаз и их активаторов. Он содержит более чем 25 белков — компонентов комплемента, выявляемых в крови (9 белков плазмы: C1...C9) и на поверхности некоторых клеток. Комплемент играет важную роль в защите от чужеродного (микроорганизмов), являясь неспецифическим гуморальным защитным механизмом: он разрушает бактериальные и инфицированные вирусами собственные клетки, участвует в регуляции воспалительных и иммунных реакций. Некоторые фрагменты компонентов комплемента являются *опсонинами*. Опсонизированные клетки быстрее фагоцитируют, поскольку фагоциты активно связываются с этими клетками через соответствующие рецепторы.

Существует два механизма активации комплемента — классический и альтернативный. Компоненты комплемента можно условно разделить на три группы: запускающие классический путь активации комплемента; запускающие альтернативный путь активации комплемента; эффекторные компоненты.

1. Классический путь активации комплемента. Начинается с присоединения белка плазмы — компонента C1 (состоит из трех белков-фрагментов компонента — C1q, C1r и C1s, образующих комплекс в присутствии ионов кальция) к иммунным комплексам, в состав которых входят IgG₁, IgG₂, IgG₃ или IgM. После связывания фрагмента компонента комплемента (C1q) с иммунным комплексом происходит активация C1r и C1s, которые расщепляют белки плазмы — компоненты C4 и C2 с образованием комплекса C4b2a, который является C3-конвертазой классического пути. Этот фермент расщепляет белок плазмы — компонент C3 с образованием фрагмента компонента C3b, который, в свою очередь, активирует остальные компоненты комплемента.

2. Альтернативный путь активации комплемента. Начинается с расщепления белка плазмы — компонента C3. Биологический смысл такой активации комплемента заключается в том, что защита от чужеродного начинается до появления антител. Активацию комплемента по альтернативному пути вызывают инулин, зимозан, бактериальные полисахариды и агрегаты IgG₄, IgA или IgE.

3. Образование мембраноатакующего комплекса. При активации комплемента как по классическому, так и по альтернативному пути белок плазмы — компонент C3 расщепляется с образованием фрагмента компонента C3b. Компонент C3b выполняет множество функций.

На следующих этапах активации комплемента по классическому и альтернативному пути формируется комплекс C5b67, фиксированный на мембране чужеродной клетки. Присоединение к нему белка плазмы — компонента C8 вызывает частичное повреждение мембраны и медленное разрушение клетки. Когда к этому комплексу присоединяется компонент C9, образуется *мембраноатакующий комплекс* — структура, которая встраивается в клеточную мембрану и нарушает ее целостность. Через образовавшийся канал в клетку устремляются вода и электролиты, что приводит к ее гибели.

Глава XI

СИСТЕМА КРОВООБРАЩЕНИЯ И ЛИМФООБРАЩЕНИЯ

ОБЩАЯ И ЧАСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Системой кровообращения называют сердце, сосуды и механизмы регуляции их деятельности. Исполнительными органами являются сердце и сосуды. Система кровообращения обеспечивает нагнетание сердцем в сосуды такого количества крови в единицу времени и поддержание такого уровня кровяного давления, тока крови, перераспределения объема его между органами, которые необходимы для поддержания потребного уровня обмена веществ, деятельности органов (цв. рис. VI).

Движение крови по сердцу и сосудам, обеспечиваемое работой сердца и сосудов, называется *кровообращением*. Кровь движется по двум кругам кровообращения — большому и малому.

Большой круг кровообращения. Начинается от левых предсердия и желудочка сердца; включает в себя аорту и все ее сосудистые ветви, артериолы, капилляры, вены, венулы, вены и заканчивается двумя полыми венами, впадающими в правое предсердие. По большому кругу кровообращения кровь разносится по всему телу, доставляя тканям организма кислород и питательные вещества, и возвращается в сердце, неся диоксид углерода и нелетучие продукты обмена.

Малый круг кровообращения. Начинается от правых предсердия и желудочка сердца; включает в себя легочную артерию и все ее ветви, артериолы, капилляры, венулы и вены легких, впадающие в левое предсердие. По малому кругу кровообращения кровь поступает от сердца к легким, неся диоксид углерода, и возвращается в сердце, обогащенная кислородом.

СЕРДЦЕ

Сердце — полый мышечный орган конусообразной формы, разделенный перегородкой на правую и левую половины (рис. 33). Каждая половина состоит из предсердия и желудочка, между которыми имеется атриовентрикулярное отверстие. Оба отверстия снабжены клапанами, образованными створками, которые называются *створчатыми*. Клапаны открываются только в сторону желудочков, удерживаются сухожильными струнами, связанными с сосцевидными мышцами. Отверстие в левой половине закрывает двухстворчатый клапан, а в правой половине — трехстворчатый.

У выхода аорты из левого желудочка и легочной артерии из правого желудочка располагаются полулунные, или кармашковые, клапаны, которые открываются только в одну сторону, пропуская кровь из желудочков в аорту и легочную артерию.

Работа сердца заключается в нагнетании крови, поступающей из вен, в аорту и легочную артерию. Сердце крупного рогатого скота (около 0,5 % массы тела) перекачивает в сутки более 60 000 л крови.

Сердце обеспечивает постоянное кровяное давление и поддерживает разницу давления крови в начальных и конечных отделах большого и малого кругов кровообращения.

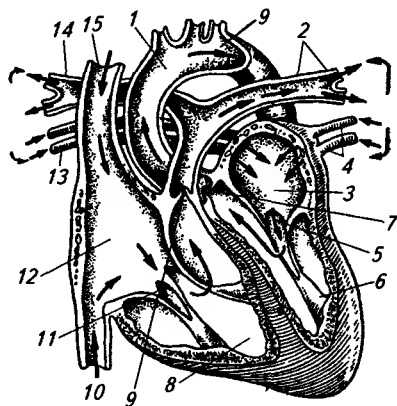


Рис. 33. Сердце (схема продольного разреза) и движение крови в камерах сердца (направление показано стрелками):

1 — аорта; 2 — левая легочная артерия; 3 — левое предсердие; 4 — левые легочные вены; 5 — левое атриовентрикулярное отверстие; 6 — левый желудочек; 7 — клапан аорты; 8 — правый желудочек; 9 — клапан легочного ствола; 10 — нижняя полая вена; 11 — правое атриовентрикулярное отверстие; 12 — правое предсердие; 13 — правые легочные вены; 14 — правая легочная артерия; 15 — верхняя полая вена

Оно нагнетает кровь в сосудистую систему благодаря синхронному сокращению мышечных клеток, которые образуют сердечную мышцу — **миокард**.

Работа сердца связана с последовательным сокращением (систола) и расслаблением (диастола) предсердий и желудочков, что обеспечивает перекачивание крови. Взаимосвязанное, последовательное сокращение предсердий, вслед за ним сокращение желудочков и расслабление предсердий, а затем и желудочков называется *сердечным циклом*. Работа сердца осуществляется по принципу сердечных циклов. Время сердечного цикла зависит от числа сердечных сокращений в минуту. В состоянии относительного покоя сердце крупного рогатого скота сокращается примерно 75 раз в 1 мин. Это значит, что весь сердечный цикл продолжается около 0,8 с (60 : 75); систола предсердий длится 0,1 с, а расслабление предсердий — 0,7; 0,3 с — сокращение желудочков, 0,5 с — расслабление желудочков.

Частота сердечных сокращений у крупного рогатого скота — 60...75, лошадей — 25...42, овец и коз — 60...80, свиней — 60...80, собак — 60...160, кошек — 100...140, кроликов — 100...140, кур — 130...200, человека — 60...80 ударов в минуту.

Движение крови по сердцу. В процессе сокращений и расслаблений сердца осуществляется движение крови по сердцу. При расслаблении предсердий кровь поступает в полости предсердий и желудочков из полых вен и легочных вен. За расслаблением предсердий возникает их сокращение, что ведет к повышению давления крови (5...12 мм рт. ст.) в предсердиях и обеспечивает перемещение дополнительного объема крови из предсердий в желудочки. Вслед за сокращением предсердий возникает сокращение желудочков. При систоле желудочков повышается давление крови в них до 150...180 мм рт.ст. в левом и 30 мм рт. ст. в правом, что приводит к захлопыванию створчатых клапанов и изгнанию крови из желудочков только в аорту и легочную артерию. При этом лепестки клапанов аорты и легочной артерии прижимаются током крови к стенке сосудов. Вслед за сокращением желудочков возникает их расслабление, сопровождающееся понижением давления в них. При этом кровь из аорты и легочной артерии устремляется в желудочки, ударяет в лепестки полулунных клапанов и обеспечивает их закрытие. Во время диастолы предсердий и желудочков 70 % объема крови из вен притекает в предсердия и через атриовентрикулярные отверстия в желудочки, а 30 % объема подкачивается при систоле предсердий.

Сердечная мышца и ее свойства. Сердечная мышца, или миокард, представляет собой поперечнополосатую мышцу с рядом структурных особенностей. Она образована сердечными мышечными клетками — мышечными волокнами. Мышечная клетка имеет все компоненты животной клетки и сократительный аппа-

рат, представленный миофибриллами, содержащими миозин и актиновые нити (белки). Сокращение миофибрилл происходит так же, как и у скелетных мышц. Мышечные волокна вытянуты в длину, соединяются каждое с другим через вставочные диски и образуют единое целое — миокард. Миокард представляет собой функциональный синцитий.

Сердечная мышца обладает теми же свойствами, что и поперечно-полосатая скелетная мышца, но отличается рядом специфических особенностей.

Сокращения сердечной мышцы возникают автоматически — автоматия сердца. Под автоматией понимают способность сердечной мышцы сокращаться и расслабляться без влияния извне, а за счет импульсов, возникающих в самом сердце. Это свойство присуще сердцу как органу в целом. Иначе, способность сердца как органа ритмично сокращаться и расслабляться независимо от внешних воздействий, а лишь благодаря импульсам, возникающим в самом сердце, называется *автоматией сердца*. Автоматия обусловлена специальной проводящей системой сердца.

Проводящая система сердца. Обеспечивает согласованные последовательные сокращения и расслабления предсердий и желудочков. Она представлена узлами, пучком и волокнами (рис. 34).

Первый узел — синусно-предсердный — расположен в правом предсердии в области устья полых вен. В нем рождаются электрические потенциалы, которые распространяются по специальным межузловым волокнам по мышце правого и левого предсердий и поступают ко второму узлу — предсердно-желудочковому. Он находится на границе предсердий и желудочков. Возбуждение далее передается к пучку Гисса и его ножкам — правой и левой, которые идут в правый и левый желудочки, их конечные волокна Пуркине проводят уже возбуждение к мышечным волокнам желудочков, вызывая их сокращение. Ведущим узлом (водителем ритма сердца) проводящей системы является синусно-предсердный узел, который задает ритм работы сердца. Особенность проводящей системы сердца — способность генерировать возбуждение.

Сердечная мышца обладает следующими специфическими свойствами: сокращение максимальной силы на раздражение пороговой силы, вос-

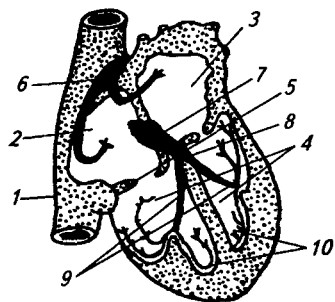


Рис. 34. Проводящая система сердца:

1 — полая вена; 2 — правое предсердие; 3 — левое предсердие; 4 — желудочки; 5 — створчатые клапаны; 6 — синусно-предсердный узел; 7 — предсердно-желудочковый узел; 8 — пучок Гисса; 9 — ножки пучка Гисса; 10 — волокна Пуркине

произведение разного ритма возбуждений в синусно-предсердном узле, повышение силы сокращений при увеличении частоты сокращений, повышение силы сокращений по мере увеличения степени растяжения, более длительный рефрактерный период, преобладание аэробных процессов.

Внешние показатели деятельности сердца. Работа сердца сопровождается целым рядом механических и физических явлений, которые могут быть зарегистрированы. Эти явления называются *внешними показателями деятельности сердца*.

Сердечный толчок — сотрясение (колебание) участка грудной клетки в области 5-го межреберного промежутка слева, возникающее от касания верхушки или боковой стенки сердца (желудочков) грудной стенки при систоле.

Тоны сердца — звуки, возникающие при систоле и диастоле сердца. Различают два тона. Систолический возникает при закрытии створчатых клапанов, при сокращении сердечной мышцы, а диастолический — при захлопывании полулунных клапанов. Первый воспринимается при аускультации с помощью фонендоскопа как звук «буу», второй — «туп».

Систолический объем крови — количество крови, выбрасываемое каждым желудочком за одно сокращение (левый и правый желудочки выбрасывают одинаковое количество крови). В состоянии покоя у взрослого крупного рогатого скота каждый желудочек выбрасывает около 680 мл крови, у человека — 70...80 мл.

Минутный объем крови — количество крови, выбрасываемое из желудочка в минуту. Например, если систолический объем крови составляет 70 мл, частота сокращений сердца 75 раз в 1 мин, то минутный объем крови равен 5250 мл. Резервом для увеличения систолического, а значит и минутного, объема крови является резервная емкость желудочка (сумма резервного и остаточного объема крови в желудочке). У нетренированных животных минутный объем крови увеличивается в основном за счет учащения сердечных сокращений.

Биологические токи сердца — отражают возникновение возбуждения в синусно-предсердном узле и распространение его по всему сердцу. Биологические токи сердца регистрируют с помощью прибора электрокардиографа в виде электрокардиограммы (ЭКГ). ЭКГ — это характерная кривая, состоящая из зубцов (рис. 35).

Зубцы P, Q, R, S, T характеризуют возникновение и распространение возбуждения в предсердиях (P) и желудочках (Q, R, S, T) сердца.

Пульс — колебание стенки артерии (артериальный пульс), (рис. 36) или стенки вены крупного калибра (венный пульс), связанное с систолой и диастолой, распространяющееся по стенке сосуда со скоростью около 11 м/с.

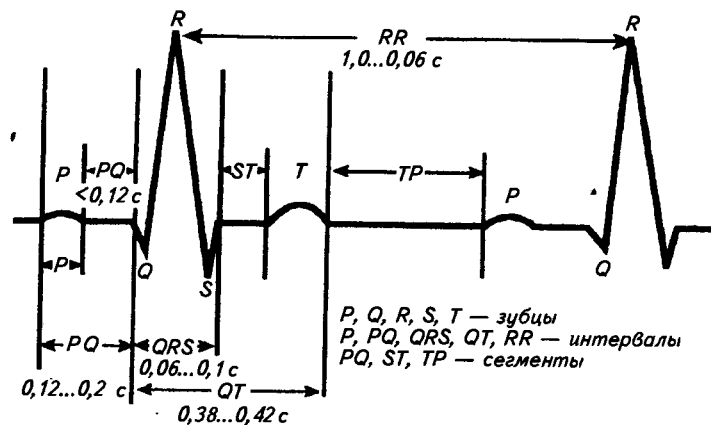


Рис. 35. Основные элементы ЭКГ

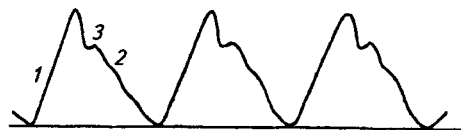


Рис. 36. Пульсовое колебание стенки артерии (сфигмограмм):

1 — анакрота; 2 — катакрота; 3 — дикротический подъем

Кровяное давление — сила, с которой кровь давит на стенки кровеносных сосудов. Оно относительно постоянно в состоянии покоя организма, колебание происходит в строго определенных пределах в связи с систолой и диастолой. Различают артериальное (систолическое, диастолическое, среднее и пульсовое) и венозное кровяное давление.

В аорте у животных систолическое давление составляет 200 мм рт. ст., диастолическое — 80, в артериях среднего калибра — 110...140 и 35...50 мм рт. ст., а у человека соответственно 110...125 и 60...80 мм рт. ст. В капиллярах — в среднем 35 мм рт. ст., в мелких венах — 10...15 мм рт. ст., в яремной вене — 80...130 мм вод. ст.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

Деятельность сердца регулируется рефлекторно-гуморально.

Рефлекторная (нервная) регуляция деятельности сердца. Рефлекторная (нервная) регуляция деятельности сердца осуществляется с

рецепторов, которые расположены в кровеносных сосудах, особенно с рецепторных зон дуги аорты, каротидного синуса, устья полых вен, мышц, органов, сердца, кожи. Информация по афферентным нервным волокнам поступает в центр регуляции деятельности сердца. Он включает в себя совокупность нейронов, расположенных в продолговатом мозге, гипоталамусе, спинном мозге и других отделах ЦНС. Информация, поступающая с рецепторов в нервный центр, обеспечивает определенную возбудимость нервного центра. Центр регуляции деятельности сердца обладает свойством автоматии. Соответственно степени возбудимости он генерирует соответствующий поток импульсов, задавая соответствующий ритм работы сердца. Из центра регуляции программа действия к сердцу поступает по эфферентным путям от продолговатого мозга по блуждающему нерву (парасимпатические нервные волокна) к синусно-предсердному и предсердно-желудочковому узлам, начальной части пучка Гиса и к мышечным волокнам предсердий, а также от 1...4-го грудных сегментов спинного мозга по симпатическим нервным волокнам ко всей проводящей системе сердца, мышечным волокнам предсердий и желудочков.

Возбуждение блуждающего нерва отрицательно влияет на работу сердца, вызывая: 1) уменьшение силы сердечных сокращений; 2) урежение ритма сердечных сокращений; 3) понижение возбудимости сердечной мышцы; 4) понижение проводимости проводящей системы и сердечной мышцы.

Через симпатические нервы осуществляются положительные влияния на сердце, обеспечивающие: 1) увеличение силы сердечных сокращений; 2) учащение ритма сердечных сокращений; 3) повышение возбудимости сердечной мышцы; 4) повышение проводимости проводящей системы и миокарда.

В каждый данный момент характер рефлекторных влияний на сердце зависит от характера и степени действия возбудителей на рецепторы, с которых осуществляется регуляция его деятельности. Так, понижение давления крови, сдвиг реакции крови в кислую сторону, повышение содержания в ней диоксида углерода и снижение кислорода вызывает положительные влияния на сердце. И наоборот, повышение давления крови в сосудах, уменьшение содержания в ней диоксида углерода и увеличение кислорода вызывает урежение сердечных сокращений и уменьшение силы их.

Гуморальная регуляция деятельности сердца. Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется за счет специальных биологически активных веществ, которые наряду с нервами выполняют роль эфферентного пути из центра регуляции. Так, адреналин и норадреналин — гормоны мозгового слоя надпочечников — вызывают учащение ритма и увеличение силы сердечных сокращений; ацетилхолин образуется в нервных окончаниях парасимпатических нервов и вызывает замедление и ослабление сер-

дечной деятельности. Возбудимость нервного центра и сердечной мышцы изменяется под влиянием гормонов, влияющих на обмен веществ и энергии.

На работу сердца оказывают влияния и некоторые ионы: ионы калия вызывают урежение сердечной деятельности, усиление силы сердечных сокращений, а ионы кальция — учащение и усиление сердечной деятельности.

Благодаря такой регуляции деятельности сердца поддерживается постоянство кровяного давления, в определенной степени — реакции крови, газов крови, а также постоянство условий внутренней среды организма животного.

КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

Сосуды благодаря приспособительным изменениям тонуса обеспечивают вместе с сердцем движение крови по организму, разность давления крови в начальной и конечной части системы.

Кровеносные сосуды — это множество трубок со стенкой из эластических гладкомышечных волокон, соединенных параллельно и последовательно. По структурно-физиологическим особенностям кровеносные сосуды — артерии, вены и капилляры — подразделяют на ряд типов.

Аорта, крупные артерии и легочная артерия, т. е. сосуды большого и среднего просвета, относят к *растяжимым сосудам*. В этих сосудах ток крови прерывистый (скачкообразный): при каждой систоле скорость движения ускоряется, а при диастоле замедляется; при систоле в результате уступления в них крови они растягиваются, при диастоле суживаются. Таким образом, растяжимые сосуды обеспечивают поддержание постоянного тока крови в мелких кровеносных сосудах, где характер движения крови уже непрерывный.

Мелкие артерии и артериолы относят к *резистивным сосудам*. Они имеют хорошо развитую сосудистую стенку, меняют свой просвет и этим изменяют давление крови, регулируя скорость движения крови в сосудах, давление крови.

Капилляры относят к *обменным сосудам*. Они представляют собой короткие кровеносные сосудики длиной около 750 мкм и диаметром около 8 мкм. Стенка их состоит из одного слоя эпителиальных клеток на опорной соединительнотканной мембране, что способствует легкому переходу веществ из крови в ткань, т. е. обмену. Количество капилляров в сосудистой системе огромное и зависит от вида ткани. В состоянии покоя кровь течет только по «дежурным» капиллярам. В капиллярах находится 5...10 % общего количества крови.

Вены относятся к *емкостным сосудам*, так как в значительной степени определяют емкость сосудистого русла. Они имеют тон-

кую, легко растяжимую стенку, поэтому малейшее повышение давления сопровождается увеличением их диаметра и изменением емкости.

Прекапиллярные и посткапиллярные *сосуды-сфинктеры* определяют размеры тока крови через капилляры.

Шунтирующие сосуды связывают артериолы и венулы, при необходимости обеспечивают ток крови минуя капилляры.

Кровь движется по кровеносным сосудам непрерывно. При систоле желудочков сердца происходит растяжение стенки аорты и легочной артерии, а во время диастолы кровь движется по сосудам благодаря спаданию сосудов из-за эластичности их стенки. Кровь движется по сосудам благодаря разнице давления в разных частях сосудистой системы: в начальной части давление крови равно 130...200 мм рт. ст., в конечной — 80...130 мм водного столба.

Линейная скорость тока крови в аорте составляет 1 м/с, в артериях среднего диаметра — 20 см/с, в капиллярах — 0,5 м/с, в венах — 14...10 см/с.

Объемная скорость тока крови через тот или иной отдел сосудистой системы одна и та же.

Внешние проявления деятельности сосудов. В качестве показателей внешних проявлений сосудов служат артериальный пульс, венный пульс, объемный пульс (колебание объема органа, связанное с систолой и диастолой), реограмма (кривая изменения электрического сопротивления), время кругооборота крови, величина давления крови в сосудах (систолическое — максимальное, диастолическое — минимальное, пульсовое, среднее).

Микроциркуляция. Ток крови через терминальные артериолы, метартериолы, прекапиллярные сфинктеры, капилляры и посткапиллярные венулы называется *микроциркуляцией*. Она обеспечивает оптимальный сбалансированный кровоток, дающий возможность эффективно осуществлять обмен через стенки сосудов. Микроциркуляция связана с деятельностью лимфатических сосудов, специальных клеток той или иной ткани, соединительнотканых клеток и особых клеток, выделяющих некоторые физиологически активные вещества, действующие на микрососуды, регулируя их просвет. Все перечисленные компоненты составляют функциональный элемент органа. Каждая ткань имеет свои особенности кровоснабжения на уровне микроциркуляторной единицы (системы). Центральную часть системы составляют капилляры (цв. рис. VII).

Напряженная работа того или иного органа сопровождается перераспределением циркулирующей крови. Кровоснабжение работающих органов увеличивается за счет уменьшения кровоснабжения других органов. Например, напряженная мышечная работа сопровождается расширением сосудов мышц и сужением сосудов органов системы пищеварения.

В регуляции деятельности сосудов следует различать регуляцию тонуса сосудов (или кровяного давления), объема циркулирующей крови в сосудах, перераспределения крови в сосудах. Регуляция осуществляется с рецепторов сердца и сосудов через сосудистый нервный центр, который включает в себя нейроны продолговатого мозга, гипоталамуса и спинного мозга. Влияние сосудистого центра на сосуды происходит в основном через симпатические нервы. Лишь некоторые кровеносные сосуды имеют парасимпатическую иннервацию, обеспечивающую расширение сосудов языка, подчелюстной слюнной железы и др. Через симпатические нервы осуществляется сосудосуживающее влияние.

Регуляция кровяного давления. В случае несоответствия кровяного давления складывающимся условиям возбуждаются рецепторы сосудов, информация с них поступает в сосудистый центр, где возбуждаются сосудосуживающий или сосудорасширяющий отделы нервного центра, которые и обеспечивают через эфферентные проводники (вазоконстрикторы или вазодилататоры) сужение или расширение кровеносных сосудов, а значит, повышение или понижение кровяного давления.

Эфферентные влияния осуществляются и с помощью гормонов — адреналина (суживает большую часть сосудов), ренин-ангиотонина и др.

Регуляция объема циркулирующей крови в сосудах. Объем циркулирующей крови в организме животного относительно постоянен. В случае его увеличения или уменьшения возбуждаются волюморецепторы правого желудочка и сосудов конечностей, информация с рецепторов поступает в сосудистый нервный центр. Программа действия из сосудистого центра поступает к органам депо крови — селезенка, печень, легкие, кожа и специальному органу регуляции объема циркулирующей крови — почкам. В результате при уменьшении объема циркулирующей крови рефлекторно происходит снижение образования мочи, выход крови из печени, эритроцитов из селезенки и т. д. При увеличении объема циркулирующей крови рефлекторно происходят обратные реакции.

Регуляция перераспределения крови в сосудах. В органе при работе появляются продукты обмена веществ, которые возбуждают рецепторы его сосудов. Возбуждение поступает в сосудистый нервный центр, из него программа идет к сосудам работающего органа, вызывает их расширение, увеличение кровотока, а значит, и увеличение питания органа, удаление из него продуктов обмена веществ. Сосуды органов, находящихся в состоянии относительного покоя, уменьшаются в диаметре, и ток крови в них уменьшается. Выявлено проявляется такая сопряженная связь между мышцами и органами системы пищеварения, между органами пищеварения и ЦНС.

Лимфатическая система включает в себя лимфатические капилляры, сосуды и узлы, процессы образования лимфы, механизмы их регуляции. Она обеспечивает образование оптимального количества лимфы, которое соответствует потребностям и уровню обмена веществ, и ток лимфы по лимфатическим сосудам согласно уровню деятельности органов.

Лимфатическая система начинается в тканях органов в виде разветвленной сети замкнутых капилляров, стенки которых обладают высокой проницаемостью и способностью всасывать коллоидные растворы и взвеси. Лимфатические капилляры переходят в лимфатические сосуды. Они впадают в лимфатический грудной проток, он — в краниальную полую вену или яремную вену, и лимфа поступает в венозную кровь. Лимфа поступает в кровь и через другие протоки.

В лимфатических сосудах среднего диаметра и более находятся клапаны, обеспечивающие ток лимфы в одном направлении. Некоторые лимфатические сосуды способны сокращаться.

Лимфатические сосуды служат лишь для оттока лимфы и возвращают в кровь поступившую в ткани органов жидкость. Лимфа проходит и через лимфатические узлы, количество которых у разных видов животных неодинаковое: 190 у свиньи, до 8000 у лошади. У птиц отсутствуют типичные лимфоузлы; лимфатическая ткань представлена в виде узелков без капсул и разбросана по всему телу.

Образование лимфы. Лимфа образуется путем:

1) фильтрации-абсорбции, диффузии большей части компонентов плазмы крови (воды, минеральных веществ, глюкозы, аминокислот, жирных кислот, витаминов, кислорода) из кровеносных капилляров в ткани;

2) обмена веществами между тканевой жидкостью и клетками ткани, при этом в ней увеличивается количество продуктов обмена веществ;

3) перехода тканевой жидкости в лимфатические капилляры.

Большее всего лимфы образуется в органах с высокой проницаемостью кровеносных капилляров (печень). Лимфа, оттекающая от разных органов и тканей, имеет различный состав, что обусловлено особенностями обмена веществ и их деятельностью. В лимфе нет или мало эритроцитов, есть небольшое количество лейкоцитов: нейтрофилов, эозинофилов, базофилов. В лимфатических узлах она обогащается лимфоцитами, которые там образуются.

В целом лимфа — это прозрачная, желтого цвета жидкость, состоящая из воды (95,7...96,3 %) и сухого остатка (3,7...4,3 %): органических веществ — белки (альбумины, глобулины, фибриноген), глюкоза, липиды и др., а также минеральных веществ.

Движение лимфы. Лимфа движется по лимфатическим сосудам в силу разницы давления лимфы в начальной (капиллярной) части

лимфатической системы (3,5...5,0 см водного столба) и в конечной (около 0). Току лимфы способствуют:

- 1) сокращения лимфатических сосудов;
- 2) отрицательное давление в грудной полости при вдохе;
- 3) сокращения скелетных мышц.

Обратному току лимфы препятствуют клапаны лимфатических сосудов. Лимфа течет со скоростью 0,5...1 мм в 1 мин.

Регуляция образования лимфы и объема лимфообращения. Регуляция образования лимфы и объема лимфообращения осуществляется с рецепторов, которые воспринимают изменение концентрации веществ в результате деятельности тканей, органов. При повышении функциональной активности органов информация с рецепторов поступает в сосудистый нервный центр, где формируется программа, которая по симпатическим нервным волокнам и через гормоны адреналин, норадреналин, серотонин, ренин вызывает небольшое учащение сокращений сердца, сужение сосудов и повышение давления крови, расширение капилляров, усиление фильтрации. Все это приводит к образованию лимфы, сокращению лимфатических сосудов, увеличению тока лимфы.

При уменьшении активности органов формируется программа, вызывающая противоположные действия.

Глава XII

СИСТЕМА ДЫХАНИЯ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Оптимальный для метаболизма газовый состав организма — относительное постоянство диоксида углерода и кислорода в альвеолярном воздухе, крови и тканях — обеспечивает система дыхания. Системой дыхания называют исполнительные органы системы дыхания и механизмы регуляции поддержания оптимального для метаболизма газового состава организма. В процессе метаболизма в клетках тканей постоянно используется кислород и образуется диоксид углерода. Система дыхания обеспечивает снабжение тканей кислородом и удаление диоксида углерода.

Исполнительные органы системы дыхания следующие:

- мышцы инспираторные (вдыхательные) — диафрагма, наружные косые межреберные мышцы и др.;
- мышцы экспираторные (выдыхательные) — внутренние косые межреберные мышцы, мышцы брюшной стенки и др.;
- грудная клетка;
- плевра;
- бронхи и легкие;

трахея, гортань (в гортани имеются голосовые связки; пространство между связками называется голосовой щелью), носоглотка, носовые ходы — воздухоносные пути;

сердце и сосуды;

кровь.

Воздухоносные пути. Обеспечивают прохождение воздуха в легкие из окружающей среды. Проходя через них, вдыхаемый воздух увлажняется, согревается или охлаждается, очищается от пыли и микроорганизмов. Слизистая оболочка стенки воздухоносных путей покрыта слизью; трахею и бронхи выстилает мерцательный эпителий. Поступающий воздух контактирует со слизью (в ней содержится бактерицидное вещество — лизоцим), к которой прилипают частицы из воздуха и микроорганизмы; движением мерцательного эпителия слизь продвигается по направлению к носоглотке.

Легкие. Функциональной единицей легких является *альвеола* — легочный пузырек. Альвеола имеет полушаровидную форму, малую толщину стенки. Внутренняя поверхность альвеолы выстлана однослойным эпителием, находящимся на базальной мембране; снаружи она густо оплетена легочными капиллярами. Внутренняя поверхность альвеол покрыта пленкой сурфактанта (фосфолипид), которая препятствует слипанию стенок их в период выдоха. Легочные пузырьки расположены на концах разветвленных бронхов, переходящих в два бронха. Альвеолы образуют губчатую массу легких. Легкие обеспечивают газообмен между воздухом и кровью, т. е. обмен кислорода и диоксида углерода (рис. 37).

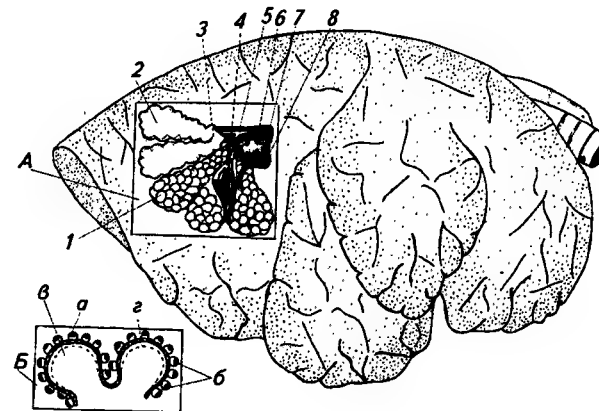


Рис. 37. Легкие:

А — долька легких: 1 — альвеола; 2 — альвеолярный мешочек; 3 — альвеолярный ход; 4 — бронхиола; 5 — бронхиальная артерия; 6 — дольковый бронх; 7 — артерия легочная; 8 — вена легочная.
Б — альвеолы: а — капилляры; б — плоский респиаторный эпителий; в — полость альвеолы; г — сурфактант

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ДЫХАНИЯ

Дыхание — совокупность физиологических процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода и удаление диоксида углерода, т. е. поддержание относительного постоянства диоксида углерода и кислорода в альвеолярном воздухе, крови и тканях.

Дыхание включает в себя следующие физиологические процессы:

обмен газами между внешней средой и смесью газов в альвеолах (внешнее дыхание);

обмен газами между альвеолярным воздухом и газами крови (в легких);

транспорт газов кровью;

обмен газами между кровью и тканями;

использование кислорода тканями и образование диоксида углерода (биологическое окисление в митохондриях клеток).

Обмен газами между внешней средой и смесью газов в альвеолах (внешнее дыхание). Процесс обмена газами между внешней средой и смесью газов в альвеолах называется *легочной вентиляцией* (движением воздуха через легкие). Обмен газами обеспечивается за счет дыхательных движений — актов вдоха и выдоха. При вдохе происходит увеличение объема грудной клетки, понижение давления в плевральной полости (на 9 мм рт. ст. ниже атмосферного) и, как следствие, поступление воздуха из внешней среды в легкие. При выдохе объем грудной клетки уменьшается, давление воздуха в легких повышается (на 3...4 мм рт. ст. выше атмосферного), и в результате альвеолярный воздух вытесняется из легких наружу.

Механизм вдоха и выдоха. Вдох и выдох происходят потому, что объем грудной полости изменяется, то увеличиваясь, то уменьшаясь. Легкие — губчатая масса, состоящая из альвеол, не содержит мышечной ткани. Они не могут сокращаться. Дыхательные движения совершаются с помощью межреберных и других дыхательных мышц и диафрагмы (см. рис. VIII).

При вдохе одновременно сокращаются наружные косые межреберные мышцы и другие мышцы груди и плечевого пояса, что обеспечивает поднятие или отведение ребер, а также диафрагма, которая смещается в сторону брюшной полости. В результате объем грудной клетки увеличивается, понижается давление в плевральной полости и в легких и, как следствие, воздух из окружающей среды поступает в легкие. Во вдыхаемом (атмосферном) воздухе содержится 20,97 % кислорода, 0,03 % диоксида углерода и 79 % азота.

При выдохе одновременно сокращаются экспираторные мышцы (внутренние косые межреберные и брюшного пресса), что обеспечивает возвращение ребер в положение до вдоха. Диафрагма

возвращается в положение до вдоха. При этом уменьшается объем грудной клетки, повышается давление в плевральной полости и в легких и часть альвеолярного воздуха (объем, равный объему воздуха, поступившего в легкие при вдохе) вытесняется. В выдыхаемом воздухе содержится 16 % кислорода, 4 % диоксида углерода, 79 % азота.

У животных различают три типа дыхания: *реберный*, или *грудной*, — при вдохе преобладает отведение ребер в стороны и вперед; *диафрагмальный*, или *брюшной*, — вдох происходит преимущественно за счет сокращения диафрагмы; *реберно-брюшной* — вдох за счет сокращения межреберных мышц, диафрагмы и брюшных мышц.

Обмен газами между альвеолярным воздухом и газами крови. Обмен газов (кислорода и диоксида углерода) в легких между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения осуществляется вследствие разности парциального давления этих газов. Концентрация кислорода в альвеолярном воздухе значительно выше, чем в венозной крови, движущейся по капиллярам. Кислород вследствие разности парциального давления (парциальное давление кислорода в альвеолах составляет 100 мм рт. ст., напряжение кислорода в венозной крови 40 мм рт. ст.) по закону диффузии легко переходит из альвеол в кровь, обогащая ее. Кровь становится артериальной. Концентрация диоксида углерода гораздо выше в венозной крови, чем в альвеолярном воздухе. Диоксид углерода вследствие разности напряжения его в крови (46 мм рт. ст.) и парциального его давления в альвеолярном воздухе (40 мм рт. ст.) по закону диффузии проникает из крови в альвеолы (рис. 38). Состав альвеолярного воздуха постоянен: около 14,5 % кислорода и 5,5 % диоксида углерода.

Газообмену в легких способствует большая поверхность альвеол и тонкий слой мембраны из эндотелиальных клеток капилляров и плоского альвеолярного эпителия, разделяющей газовую среду и кровь. В течение суток из альвеол в кровь переходит у коровы около 5000 л кислорода и из крови в альвеолярный воздух поступает около 4300 л диоксида углерода.

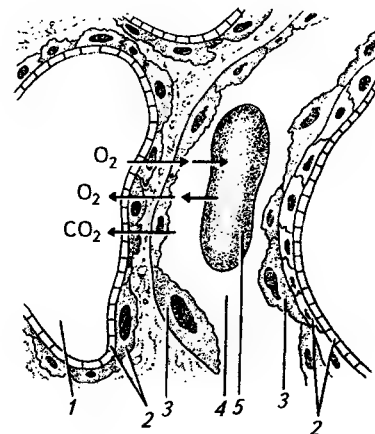


Рис. 38. Схема обмена газами между кровью и воздухом альвеол:

1 — просвет альвеолы; 2 — стенка альвеолы; 3 — стенка кровеносного капилляра; 4 — просвет капилляра; 5 — эритроцит в просвете капилляра. Стрелками показан путь кислорода (O_2), диоксида углерода (CO_2) через аэрогематический барьер между кровью и воздухом

Транспорт газов кровью. Кислород, проникнув в кровь, соединяется с гемоглобином эритроцитов и в виде оксигемоглобина транспортируется артериальной кровью до тканей. В артериальной крови содержится 16...19 объемных процентов (об. %) кислорода (кислородная емкость крови) и 52...57 об. % диоксида углерода.

Диоксид углерода поступает из тканей в кровь, плазму и затем в эритроциты. Часть его образует химическое соединение с гемоглобином — карбогемоглобин (4,5 об. %), а другая под действием фермента карбоангидразы, который содержится в эритроцитах, образует соединение — угольную кислоту (H_2CO_3), которая быстро диссоциирует на ионы H^+ и HCO_3^- . Из эритроцитов HCO_3^- поступает в плазму крови, где соединяется с NaCl или KCl , образуя соли угольной кислоты: NaHCO_3 , KHCO_3 (51 об. %). Около 2,5 об. % CO_2 находится в плазме в состоянии физического растворения. В виде этих соединений диоксид углерода транспортируется венозной кровью от тканей к легким. В венозной крови содержится 58...63 об. % диоксида углерода и 12 об. % кислорода.

Обмен газов между кровью и тканями. В тканях кислород освобождается из непрочного соединения с гемоглобином эритроцитов и по закону диффузии легко проникает в клетки, так как концентрация кислорода в артериальной крови значительно выше (напряжение кислорода равно 100 мм рт. ст.), чем в тканях. Здесь кислород используется на окисление органических соединений с образованием диоксида углерода. Концентрация диоксида углерода в тканях возрастает и становится значительно выше, чем в притекающей к ним крови. Напряжение диоксида углерода составляет 60 мм рт. ст. в тканях и 40 мм рт. ст. в артериальной крови, поэтому по закону диффузии он переходит из тканей в кровь. Она насыщается диоксидом углерода, т. е. становится венозной.

ВНЕШНИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Деятельность системы дыхания характеризуют определенные внешние показатели.

1. Частота дыхательных движений за 1 мин. У лошади она составляет 8...16, крупного рогатого скота — 10...30, овцы — 10...20, свиньи — 8...18, кролика — 15...30, собаки — 10...30, кошки — 20...30, птицы — 18...34, а у человека 12...18 движений в минуту.

2. Четыре первичных легочных объема: дыхательный, резервный вдоха, резервный выдоха, остаточный объем. Соответственно у крупного рогатого скота и лошади приблизительно 5...6 л, 12...18, 10...12, 10...12 л.

3. Четыре емкости легких: общая, жизненная, вдоха, функциональная остаточная.

4. Минутный объем (показатель вентиляции легких). У крупного рогатого скота — 21...30 л и лошади — 40...60 л.

5. Содержание кислорода и диоксида углерода в выдыхаемом воздухе.

6. Напряжение кислорода и диоксида углерода в крови.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Под регуляцией дыхания понимают поддержание оптимального содержания кислорода и диоксида углерода в альвеолярном воздухе и в крови за счет изменения частоты и глубины дыхательных движений. Частота и глубина дыхательных движений обусловлены ритмом и силой генерации импульсов в дыхательном центре, расположенном в продолговатом мозге, в зависимости от его возбудимости. Возбудимость определяется напряжением диоксида углерода в крови и потоком импульсов с рецепторных зон сосудов, дыхательных путей, мышц.

Регуляция частоты дыхательных движений. Регуляция частоты дыхательных движений осуществляется центром дыхания, который включает в себя центры вдоха, выдоха и пневмотаксиса; центру вдоха принадлежит главная роль. В центре вдоха ритмически залпами рождаются импульсы в единицу времени (у крупного рогатого скота примерно 1 залп импульсов в 2 с), определяя частоту дыхания. Импульсы из центра вдоха поступают к дыхательным мышцам и диафрагме, вызывая вдох такой продолжительности и глубины, который соответствует сложившимся условиям и характеризуется определенным объемом поступившего в легкие воздуха, силой сокращения дыхательных мышц. Количество импульсов, рожденных в центре вдоха в единицу времени, зависит от его возбудимости: чем выше возбудимость, тем чаще рождаются импульсы, а значит, и чаще дыхательные движения.

Регуляция смены вдоха выдохом, выдоха вдохом. Регуляция смены вдоха выдохом, выдоха вдохом осуществляется рефлекторно. Возбуждение, возникающее в центре вдоха, обеспечивает акт вдоха, который сопровождается растяжением легких и возбуждением механорецепторов легочных альвеол. Импульсы с рецепторов по афферентным волокнам блуждающих нервов поступают уже в центр выдоха и возбуждают его нейроны. Одновременно непосредственно через центр пневмотаксиса центр вдоха также возбуждает центр выдоха. Нейроны центра выдоха, возбуждаясь, по законам реципрокных отношений тормозят активность нейронов центра вдоха, и вдох прекращается. Центр выдоха посылает информацию к мышцам экспираторам, вызывает их сокращение, и осуществляется акт выдоха. Так происходит чередование вдоха и выдоха.

Количество залпов импульсов, поступающих из центра вдоха в единицу времени (ритм дыхательных движений), и сила этих зал-

пов (глубина вдоха и выдоха) зависят от возбудимости нейронов центра дыхания, специфики обмена веществ, особой чувствительности нейронов к окружающей их гуморальной среде, к поступающей информации с хеморецепторов сосудов, дыхательных путей и легких, мышц и пищеварительного аппарата.

Избыток в крови и альвеолярном воздухе диоксида углерода и недостаток кислорода, усиление потребления кислорода и образования диоксида углерода в мышцах и других органах при усилении их деятельности вызывают следующие реакции: повышение возбудимости дыхательного центра, увеличение частоты рождения импульсов в центре вдоха, учащение дыхания и, как следствие, восстановление оптимального содержания кислорода и диоксида углерода в альвеолярном воздухе и крови. И наоборот, избыток в крови и альвеолярном воздухе кислорода ведет к урежению дыхательных движений и уменьшению вентиляции легких.

В связи с приспособлением к изменившимся условиям число дыхательных движений у животных может увеличиться в 4...5 раз, дыхательный объем воздуха в 4...8 раз, минутный объем дыхания в 10...25 раз.

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

В отличие от млекопитающих система дыхания у птиц имеет структурные и функциональные особенности.

Структурные особенности. Носовые отверстия у птиц расположены у основания клюва; носовые воздухоносные ходы короткие.

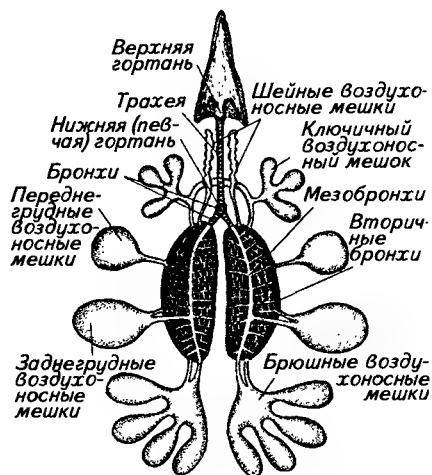


Рис. 39. Органы дыхания и воздухоносные мешки у птиц

Под наружной ноздрей есть чешуйчатый неподвижный носовой клапан, а вокруг ноздрей — венчик из перьев, предохраняющий носовые ходы от пыли и воды. У водоплавающих птиц ноздри окружены восковой кожей.

У птиц отсутствует надгортанник. Функцию надгортанника выполняет задняя часть языка. Имеются две гортани — верхняя и нижняя (рис. 39). В верхней гортани нет голосовых связок. Нижняя (или певчая) гортань расположена на конце трахеи в месте ее разветвления на бронхи и служит как резонатор звука. В ней имеются осо-

бые мембраны и специальные мышцы. Воздух, проходя через нижнюю гортань, вызывает колебания мембраны, что приводит к возникновению звуков разной высоты. Эти звуки усиливаются в резонаторе. Куры способны издавать 25 различных звуков, каждый из которых отражает то или иное эмоциональное состояние.

Трахея у птиц длинная и имеет до 200 трахеальных колец. За нижней гортанью трахея делится на два главных бронха, которые входят в правое и левое легкое. Бронхи проходят через легкие и расширяются в брюшные воздухоносные мешки. Внутри каждого легкого бронхи дают начало вторичным бронхам, которые идут в двух направлениях — к вентральной поверхности легких (эктобронхи) и к дорсальной (эндобронхи). Экто- и эндобронхи делятся на большое количество мелких трубочек — парабронхов и бронхиол, а последние уже переходят в множество альвеол. Парабронхи, бронхиолы и альвеолы образуют дыхательную паренхиму легких — «паутинную сеть», где и осуществляется газообмен.

Легкие птиц вытянутой формы, малоэластичны, вдавлены между ребер и прочно соединены с ними. Так как они прикреплены к дорсальной стенке грудной клетки, расширяться так, как легкие млекопитающих, которые находятся свободными в грудной клетке, не могут. Масса легких у кур приблизительно 30 г (около 2 % от массы тела).

У птиц имеются зачатки двух лепестков диафрагмы: легочной и грудобрюшной. Диафрагма с помощью сухожилия прикреплена к позвоночному столбу и небольшим мышечным волокнам — к ребрам. Она сокращается в связи с вдохом, но роль ее в механизме вдоха и выдоха незначительна. У кур в акте вдоха и выдоха большое участие принимают мышцы брюшного пресса.

Дыхание птиц связано с деятельностью больших воздухоносных мешков, которые объединены с легкими и пневматическими костями (рис. 39).

У птиц 9 основных воздухоносных мешков — 4 парных, расположенных симметрично по обеим сторонам, и один непарный (два шейных, два переднегрудных, два заднегрудных, два брюшных и один ключичный). Самые большие — это брюшные воздухоносные мешки. Кроме этих воздухоносных мешков имеются также воздухоносные мешки, расположенные около хвоста, — заднотазовые, или промежуточные.

Воздухоносные мешки — это тонкостенные образования, заполненные воздухом; слизистая оболочка их выстлана мерцательным эпителием. Из некоторых воздухоносных мешков идут отростки к костям, имеющим воздухоносные полости. В стенке воздухоносных мешков имеется сеть капилляров.

Воздухоносные мешки выполняют ряд ролей: 1) участвуют в газообмене; 2) облегчают массу тела; 3) обеспечивают нормальное

положение тела при полете; 4) способствуют охлаждению тела при полете; 5) служат резервуаром воздуха; 6) выполняют роль амортизатора для внутренних органов.

Пневматическими костями у птиц являются шейные и спинные кости, хвостовые позвонки, плечевая, грудная и крестцовая кости, позвоночные концы ребер.

Емкость легких у кур составляет 13 см^3 , уток — 20 см^3 , общая емкость легких и воздухоносных мешков соответственно $160...170 \text{ см}^3$, 315 см^3 , $12...15 \%$ ее составляет дыхательный объем воздуха.

Функциональные особенности. Птицы, подобно насекомым, делают выдох, когда дыхательные мышцы сокращаются; у млекопитающих же все наоборот — при сокращении мышц вдыхателей они делают вдох (воздух поступает в легкие).

У птиц относительно частое дыхание: у кур — $18...25$ раз в минуту, уток — $20...40$, гусей — $20...40$, индеек — $15...20$ раз в минуту. Система дыхания у птиц имеет большие функциональные возможности — при нагрузках число дыхательных движений может увеличиваться: у сельскохозяйственных птиц до 200 раз в минуту.

Воздух, поступающий в организм в течение вдоха, заполняет легкие и воздухоносные мешки. Воздушные пространства — фактически запасные контейнеры для свежего воздуха. В воздухоносных мешках из-за небольшого количества кровеносных сосудов поглощение кислорода незначительно; в целом же воздух в мешках насыщен кислородом.

У птиц в легочной ткани происходит так называемый двойной газообмен, который осуществляется при вдохе и выдохе. Благодаря этому вдох и выдох сопровождаются извлечением кислорода из воздуха и выделением диоксида углерода.

В целом дыхание у птиц происходит следующим образом.

1. Мышцы грудной стенки сокращаются так, чтобы грудина была поднята. Это означает, что полость грудной клетки становится меньше и легкие сжимаются до такой степени, что насыщенный диоксидом углерода воздух вытесняется из дыхательных емкостей.

2. Поскольку воздух во время выдоха выходит из легких, новый (свежий) воздух из воздушных пространств (мешков, полостей) проходит вперед через легкие. При выдохе воздух проходит преимущественно через вентральные бронхи.

3. После того как мышцы грудной клетки сократились, свершился выдох и удален весь использованный воздух, мышцы расслабляются, грудина смещается вниз, грудная полость расширяется, становится большей, создается разность давлений воздуха между внешней средой и легкими, осуществляется вдох. Он сопровождается движением воздуха преимущественно через дорсальные бронхи.

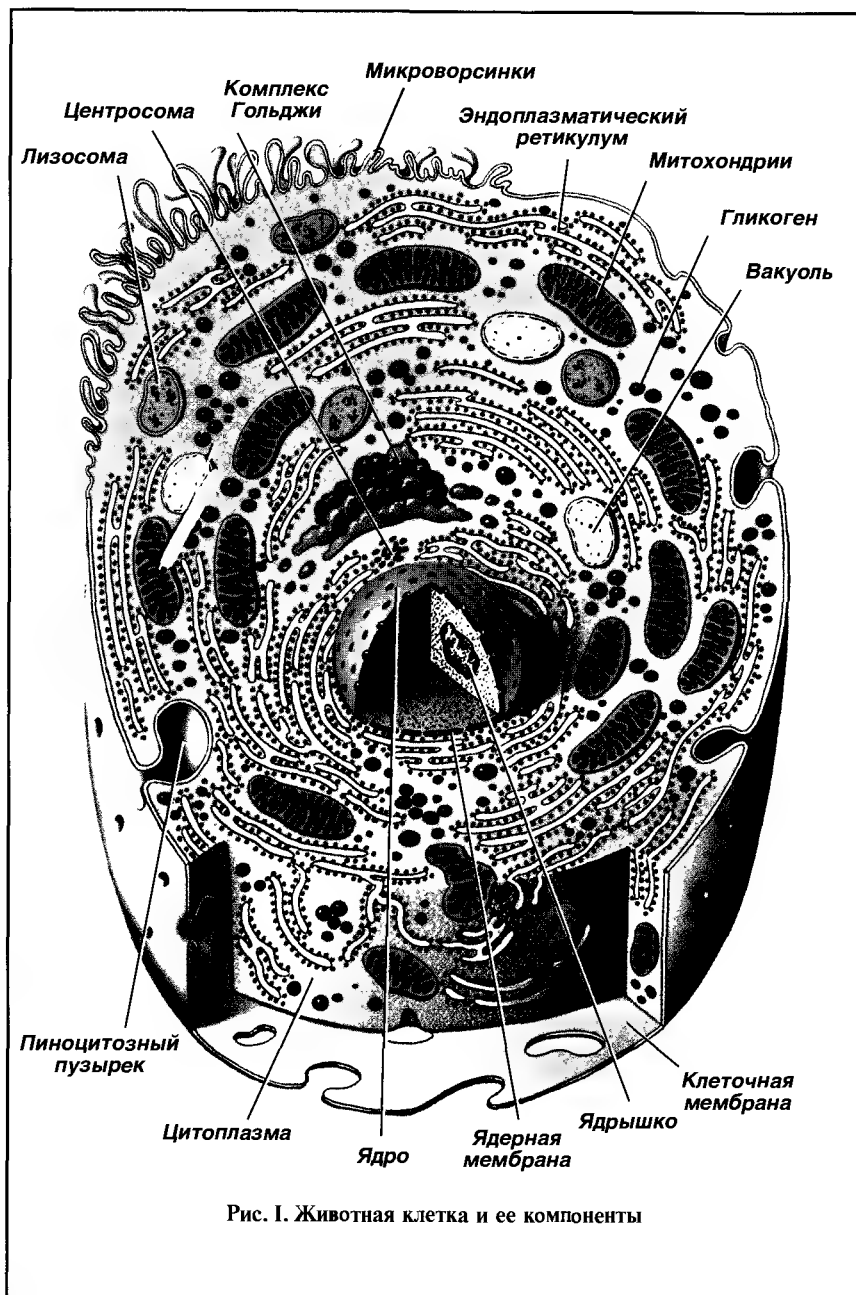


Рис. 1. Животная клетка и ее компоненты

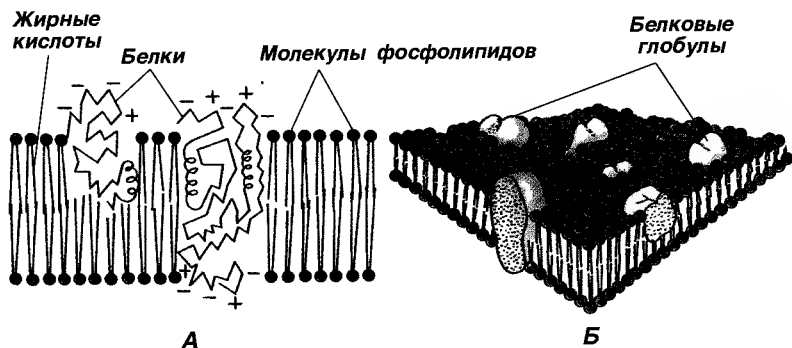


Рис. II. Модель клеточной мембраны:

А — поперечный срез; Б — трехмерное изображение

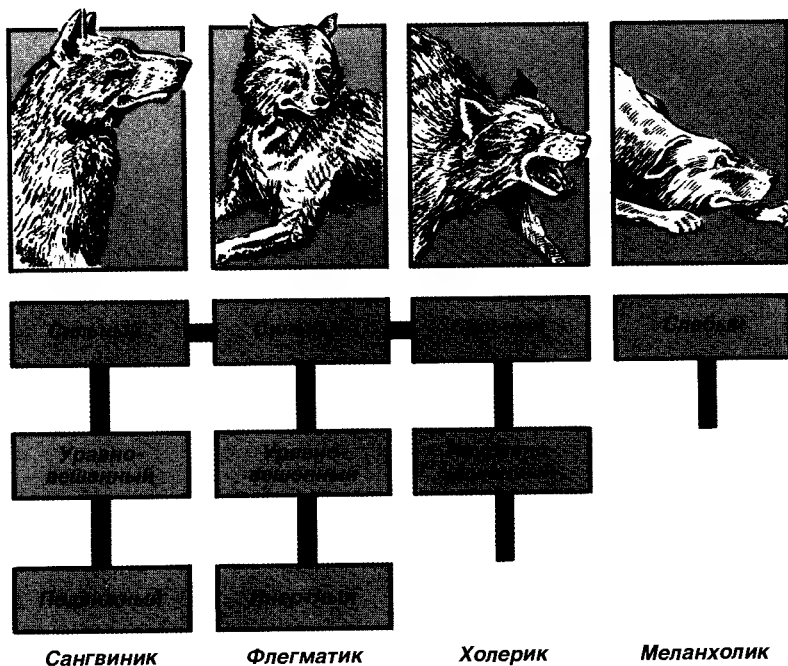


Рис. III. Типы высшей нервной деятельности у животных (по И. П. Павлову)

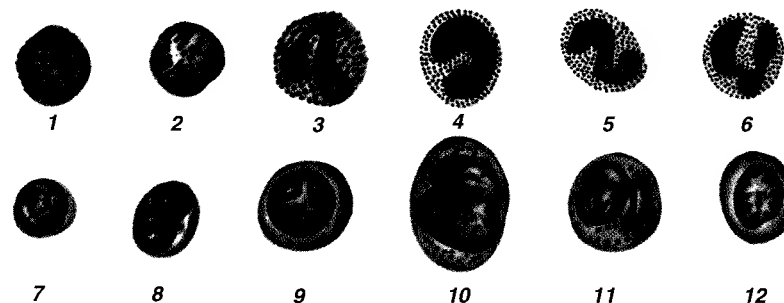


Рис. IVa. Форменные элементы крови крупного рогатого скота:

1, 2 — базофилы; 3 — эозинофил; 4 — юный нейтрофил; 5 — палочкоядерный и 6 — сегментоядерный нейтрофилы; 7 — малый, 8 — средний и 9 — большой лимфоциты; 10, 11 — моноциты; 12 — клетка Тюрка (по Н. П. Рулядеву)

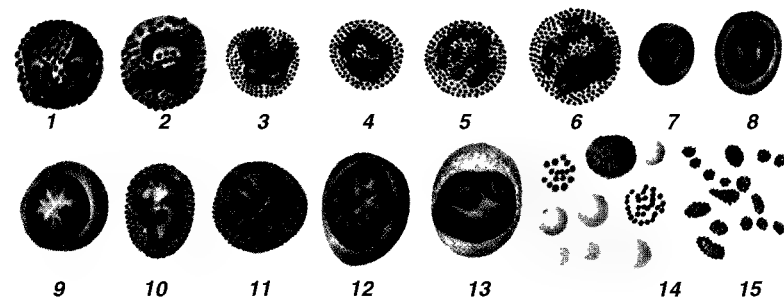


Рис. IVб. Форменные элементы крови овцы:

1 — базофил; 2 — эозинофил; 3 — юный, 4 — палочкоядерный, 5 и 6 — сегментоядерный нейтрофилы; 7 — малый, 8 — средний и 9 — большой лимфоциты; 10 и 11 — моноциты; 12 и 13 — клетки Тюрка; 14 — эритроциты и ретикулоциты; 15 — тромбоциты

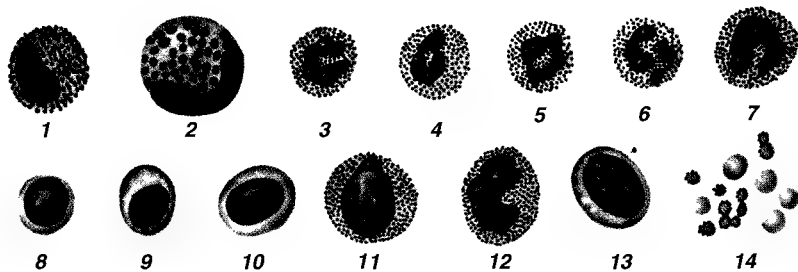


Рис. IVв. Форменные элементы крови лошади:

1— базофил; 2— эозинофил; 3— юный, 4 и 5— палочкоядерные и 6 и 7— сегментоядерные нейтрофилы; 8, 9 и 10— лимфоциты; 11 и 12— моноциты; 13— клетка Тюрка; 14— эритроциты и тромбоциты

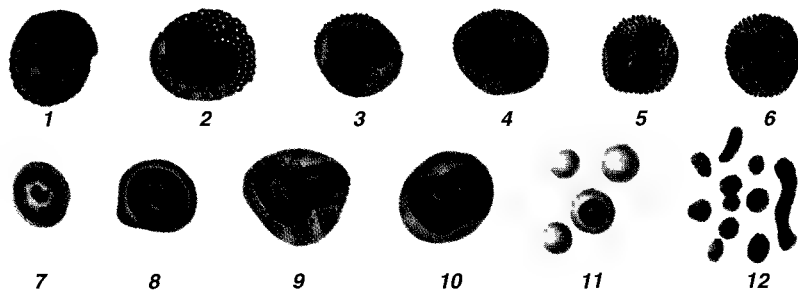


Рис. IVг. Форменные элементы крови свиньи:

1— базофил; 2— эозинофил; 3, 4— юные, 5— палочкоядерный и 6— сегментоядерный нейтрофилы; 7 и 8— лимфоциты; 9— моноцит; 10— клетка Тюрка; 11— эритроциты разной величины; 12— тромбоциты

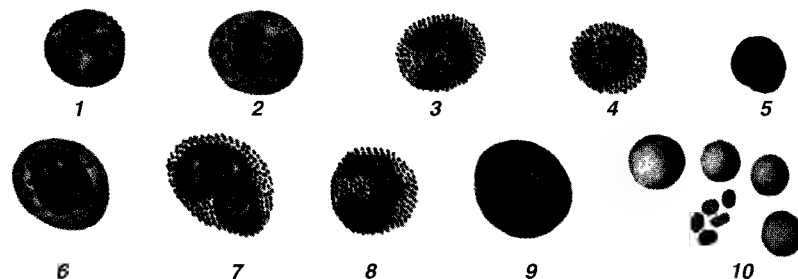


Рис. IVд. Форменные элементы крови собаки:

1— базофил; 2— эозинофил; 3— палочкоядерный и 4— сегментоядерный нейтрофилы; 5— малый и 6— большой лимфоциты; 7 и 8— моноциты; 9— клетка Тюрка; 10— эритроциты и тромбоциты

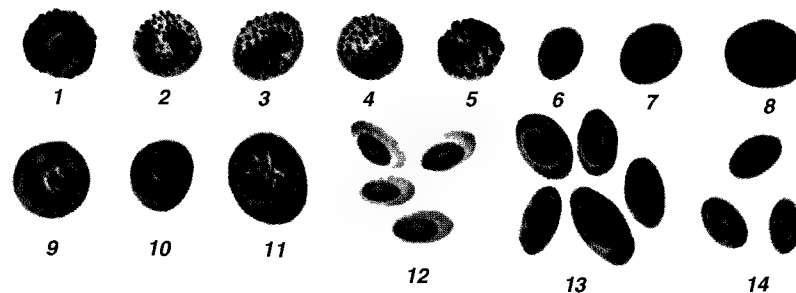


Рис. IVе. Форменные элементы крови курицы:

1— базофил; 2 и 3— эозинофилы; 4— псевдоэозинофил с круглыми гранулами; 5— псевдоэозинофил с гранулами в виде заостренных палочек; 6— малый и 7, 8— более крупные лимфоциты; 9 и 10— моноциты; 11— клетка Тюрка; 12— эритроциты; 13— ретикулоциты; 14— тромбоциты

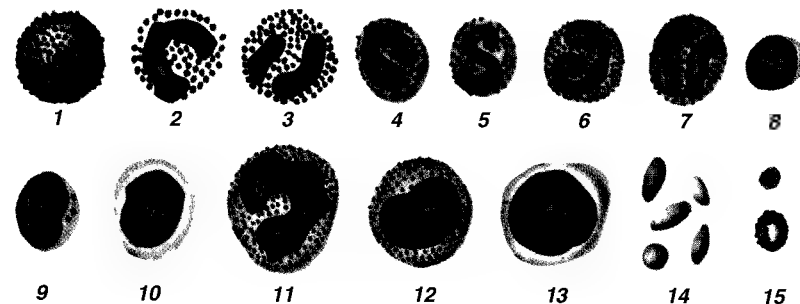


Рис. IVж. Форменные элементы крови верблюда:

1— базофил; 2 и 3— эозинофилы; 4— юный, 5— палочкоядерный, 6 и 7— сегментоядерные нейтрофилы; 8— малый, 9— средний и 10— большой лимфоциты; 11 и 12— моноциты; 13— клетка Тюрка; 14— эритроциты; 15— тромбоциты

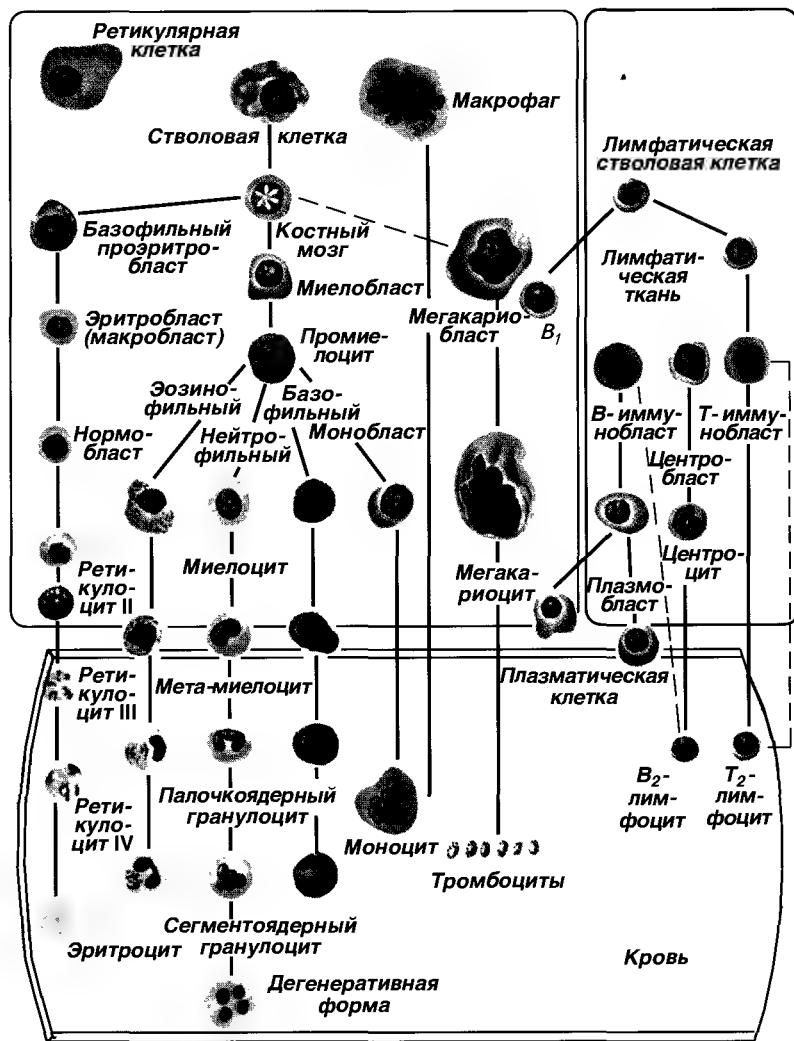


Рис. V. Схема гемопоэза

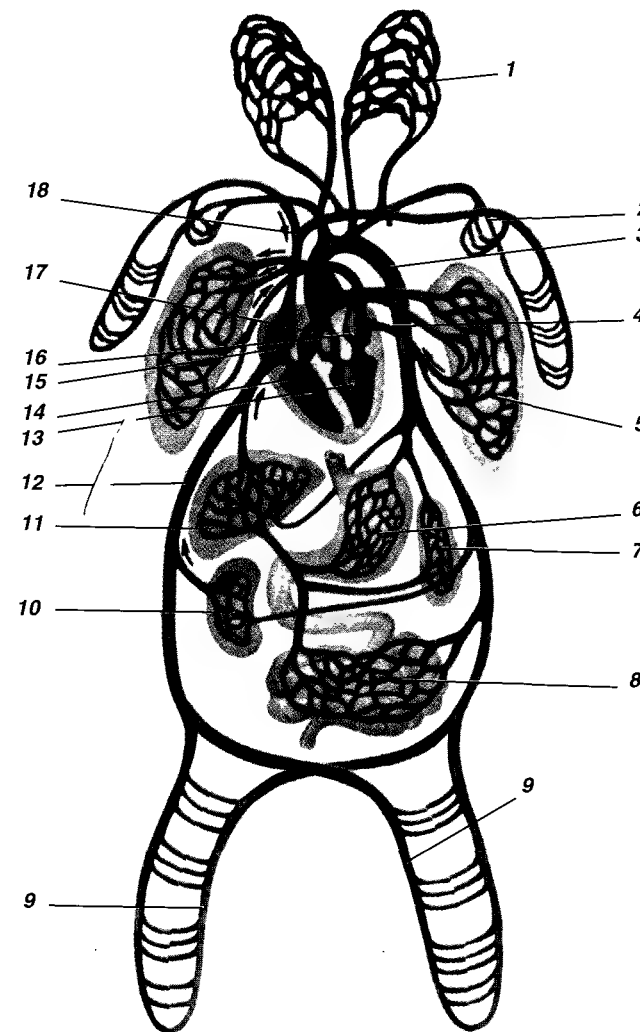


Рис. VI. Схема кровообращения млекопитающих (свины):

1 — сосуды головы и шеи; 2 — сосуды грудных конечностей; 3 — аорта; 4 — легочная вена; 5 — сосуды легкого; 6 — желудка; 7 — селезенки; 8 — кишечника; 9 — тазовых конечностей; 10 — почек; 11 — печени; 12 — задняя полая вена; 13 — левый желудочек сердца; 14 — правый желудочек сердца; 15 — правое предсердие; 16 — левое предсердие; 17 — легочная артерия; 18 — передняя полая вена
 Красным цветом обозначена артериальная кровь, фиолетовым — смешанная с преимущественно венозной, синим — венозная

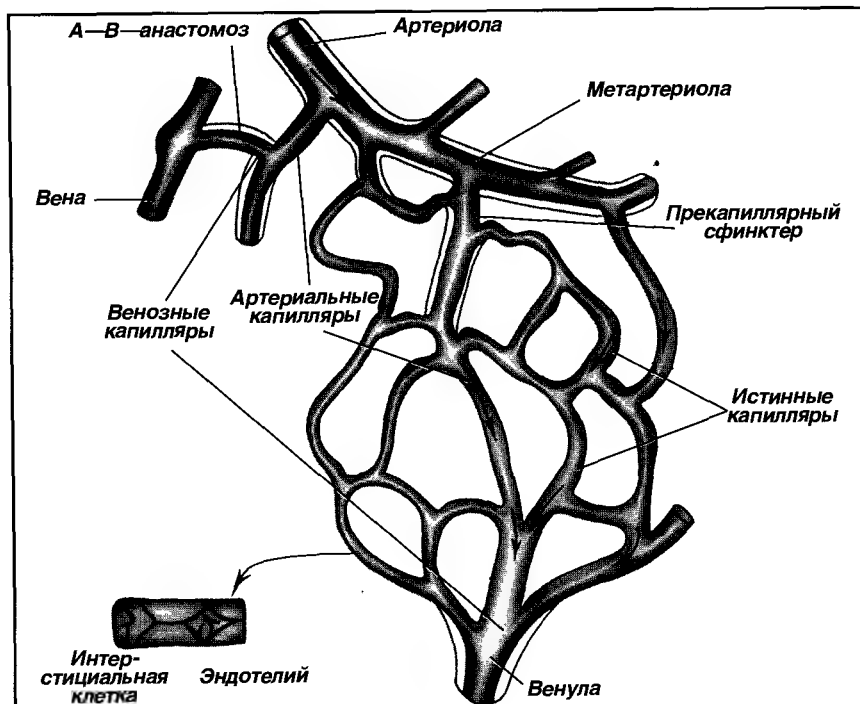


Рис. VII. Микроциркуляторное русло (схема)

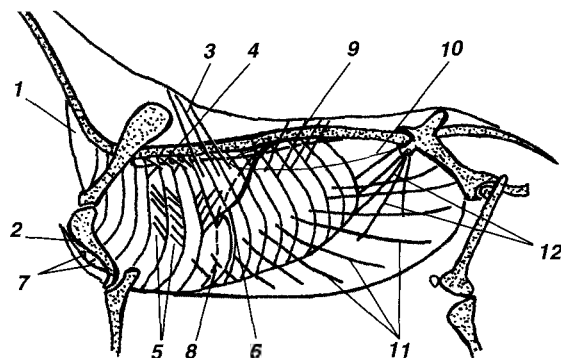


Рис. VIII. Мышцы инспираторы и экспираторы лошади:

Инспираторы (красный): 1 — лестничная средняя; 2 — прямая грудная; 3 — дорсальный зубчатый инспиратор; 4 — подниматели ребер; 5 — наружные межреберные; 6 — диафрагма. Экспираторы (синий): 7 — внутренние межхрящевые; 8 — внутренние межреберные; 9 — дорсальный зубчатый экспиратор; 10 — наружная косая брюшная; 11 — внутренняя косая брюшная; 12 — прямая брюшная

Воздухоносные мешки упругие, подобно легким, поэтому, когда грудная полость расширяется, они также расширяются. Эластичность воздушных мешков и легких позволяет воздуху поступать в систему органов дыхания.

Так как расслабление мышц вызывает поступление воздуха в легкие из окружающей среды, легкие мертвой птицы, дыхательные мышцы которой обычно расслаблены, будут раздуты, или заполнены воздухом. У мертвых млекопитающих они спавшие.

Некоторые ныряющие птицы могут оставаться под водой значительное время, в течение которого воздух циркулирует между легкими и воздухоносными мешками, а большая часть кислорода переходит в кровь, поддерживая оптимальную концентрацию кислорода.

Птицы очень чувствительны к диоксиду углерода и иначе реагируют на повышение его содержания в воздухе. Максимально допустимое повышение не более 0,2 %. Превышение этого уровня вызывает торможение дыхания, что сопровождается гипоксией — понижением содержания кислорода в крови, при этом снижается продуктивность и естественная резистентность птиц. В полете дыхание урежается за счет улучшения вентиляции легких даже на высоте 3000...4000 м: в условиях пониженного содержания кислорода птицы обеспечивают себя кислородом при редком дыхании. На земле же птицы при этих условиях гибнут.

Глава XIII СИСТЕМА ПИЩЕВАРЕНИЯ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Для роста и развития организма животного необходим пластический материал, а для осуществления различных физиологических процессов — энергия. Источником пластического материала и энергии служит корм. В состав корма входят питательные вещества (белки, жиры, углеводы), минеральные соли, витамины и вода. Питательные вещества — это сложные органические соединения и в таком виде организмом не усваиваются. Они должны быть переведены в более простые растворимые соединения, что происходит в процессе пищеварения органами системы пищеварения.

Системой пищеварения называют исполнительные органы системы пищеварения: губы, язык, жевательные мышцы, челюсти, зубы, слюнные железы, глотка, пищевод, желудок с же-

лудочными железами, тонкий и толстый кишечник с кишечными железами, печень, поджелудочная железа и механизмы регуляции процессов физико-химического превращения корма и всасывания конечных продуктов гидролиза, минеральных веществ, витаминов и воды.

Пищеварение — это совокупность процессов механического и химического превращения корма до такого состояния питательных и биологически активных веществ, в котором они могут всосаться в кровь и лимфу.

Механическое превращение корма — это измельчение, расплющивание, растирание его до состояния кашицы с помощью зубов и мышц пищеварительного аппарата. Химическое превращение корма происходит с помощью ферментов пищеварительных соков желез пищеварительного аппарата, ферментов микроорганизмов и корма.

Ферменты — это вещества белковой природы, являющиеся биологическими катализаторами. Все они относятся к белкам типа глобулинов; оказывают свое действие в достаточно малых концентрациях, ускоряя течение химической реакции. Различают простые (однокомпонентные) и сложные (двухкомпонентные) ферменты. У последних имеется белковая часть (апофермент) и небелковый компонент (кофермент, кофактор), определяющий активность молекулы фермента и осуществляющий контакт между апоферментом и субстратом — веществом, на которое действует фермент. Коферменты могут быть представлены органическими веществами (нуклеотиды, витамины) или неорганическими (металлы). Ферменты специфичны, т. е. действуют только на вещество определенного химического строения, зависят от pH и температуры среды.

Выделены три группы ферментов: *протеолитические* — расщепляют белки; *гликолитические* — расщепляют углеводы; *липолитические* — расщепляют жиры.

ПРИЕМ КОРМА

Пищеварению предшествует акт приема корма. В нем участвуют следующие исполнительные органы: губы, язык, жевательные мышцы, челюсти, зубы, слюнные железы, глотка, пищевод, желудок. В этом процессе принимают участие кроме органов пищеварения органы движения. Система обеспечивает поиск и прием корма, удовлетворение потребностей организма в питательных, минеральных веществах, витаминах и воде.

Поиск корма обусловлен чувством голода и связан со зрительной, обонятельной, вкусовой рецепциями, осязанием его языком и губами.

Поедание корма состоит из захвата его языком, губами и зубами, пережевывания, увлажнения слюной, проглатывания и продвижения по пищеводу. Захваченная порция корма направляется на поверхность зубов и пережевывается. Жевание завершается формированием пищевого кома, который проглатывается, поступает через глотку в пищевод и по пищеводу в желудок.

Число жевательных движений при пережевывании грубых кормов у крупного рогатого скота более 15 тыс., у овец — 12 тыс. Крупный рогатый скот корм захватывает языком, направляет на резцы нижней челюсти, сдвигает между резцами нижней челюсти и зубной пластиной резцовой кости и рывком головы отрывает захваченную часть. Концентраты, корнеплоды и клубнеплоды из кормушки захватываются также губами и зубами. Захваченная порция корма пережевывается. Животное совершает 22...30 жевательных движений в зависимости от объема, структуры и состава порции корма. При приеме грубых кормов число жевательных движений больше. Время пережевывания одной порции составляет 20...50 с.

Тщательно пережевывают корм свиньи. Прием корма у них сопровождается чавканьем вследствие выхода воздуха, попадающего при жевании в ротовую полость через открытые щели рта.

Лошади пережевывают корм длительно и тщательно. У них отмечают функциональную асимметрию жевания: жуют на одной стороне челюстей, затем через 30...60 мин меняют сторону жевания. Лошадь пережевывает 1 кг овса за 8...9 мин; на формирование пищевого кома затрачивает около 50 жевательных движений.

У жвачных животных после приема корма происходит отрыгивание и повторное пережевывание принятого корма — жвачка.

Жвачка — приспособительная реакция у жвачных животных, проявляющаяся в отрыгивании поверхностно пережеванных порций корма из рубца, повторном пережевывании и проглатывании их, что обеспечивает дальнейшее переваривание принимаемых растительных кормов. Жвачка осуществляется периодами; в течение суток 6...8 периодов по 14...50 мин. Каждый жвачный период состоит из отдельных жвачных циклов: 8...40 циклов в периоде. Каждый цикл состоит из трех фаз: отрыгивание порции корма из пищеводной области рубца через пищевод обратно в ротовую полость, пережевывание этой порции, проглатывание повторно пережеванной порции корма. Крупный рогатый скот совершает при пережевывании каждой порции отрыгнутого корма 40...60 жевательных движений, овцы — 50...60.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ ПРЕВРАЩЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ АППАРАТЕ

Пищеварение в различных отделах пищеварительного аппарата имеет свои особенности. Различают ротовое, желудочное и кишечное (в тонком и толстом кишечнике) пищеварение.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЕ В ПОЛОСТИ РТА

В ротовой полости некоторое количество веществ принятого корма подвергается превращению благодаря жеванию и секреторной деятельности слюнных желез. Корм в ней задерживается недолго. Ротовое пищеварение завершается формированием и проглатыванием пищевого кома.

Жевание. Осуществляется у животных движениями нижней челюсти относительно верхней то на одной, то на другой стороне при закрытой ротовой щели. Корм раздавливается между поверхностями коренных зубов (рис. 40). Число жевательных движений зависит от физических свойств принятого корма. Животные на пережевывание корма затрачивают 22...60 жевательных движений. Язык перемещает корм во время пережевывания.

Секреторная функция слюнных желез. В ротовую полость у животных открываются протоки следующих слюнных желез: парных околоушных, подъязычных и подчелюстных, а также масса мелких нижних, верхних и задних щечных, губных. Секрет слюнных желез — слюна.

Слюна — жидкий секрет щелочной реакции. Смачивает пищу и участвует в ее химическом превращении за счет гликолитических ферментов — амилазы и глюкозидазы (мальтазы). Слюна содержит воду (99 %), неорганические и органические вещества (муцин, ферменты амилаза и глюкозидаза).

В ротовой полости химическому превращению подвергаются углеводы — крахмал, мальтоза. Превращается небольшое количество углеводов, так как пища находится во рту непродолжительное

время. Под действием фермента амилазы крахмал расщепляется до мальтозы. Под действием глюкозидазы мальтоза гидролизруется до глюкозы, которая частично всасывается уже в ротовой полости. Чем дольше пережевывается корм, тем больше образуется глюкозы и больше ее всасывается.

Слюнные железы возбуждаются и выделяют слюну уже в первую минуту после начала поедания корма и продолжают свою деятельность в течение всего приема корма и ротового пищеварения. Например, у крупного рогатого скота объем слюны 60 л, лошадей — 40, свиней — 15 л.

Глотание. Ротовое пищеварение завершается измельчением корма, формированием пищевого кома, его ослюнением и проглатыванием. При этом пищевой ком поступает через глотку и по пищеводу в желудок.

Глотание — акт или процесс перемещения пищевого кома из ротовой полости в желудок. Глотание включает в себя две последовательные фазы: произвольную и непроизвольную. В произвольную фазу пищевой ком движением щек, языка перемещается на спинку языка, благодаря сокращению передней части языка прижимается к твердому нёбу и затем движениями языка перемещается по спинке к его корню. С момента поступления пищевого кома на корень языка начинается непроизвольная фаза — сокращаются мышцы, приподнимающие мягкое нёбо. Мягкое нёбо закрывает отверстия в носовую полость. Гортань смещается вперед, надгортанник (надгортанный хрящ) прикрывает путь в гортань. Пищевой ком за счет смыкания челюстей и усиленного надавливания корня языка на заднюю часть нёба быстро продвигается через глотку. Перистальтическими (волнообразными) сокращениями стенки пищевода пищевой ком продвигается по пищеводу в желудок.

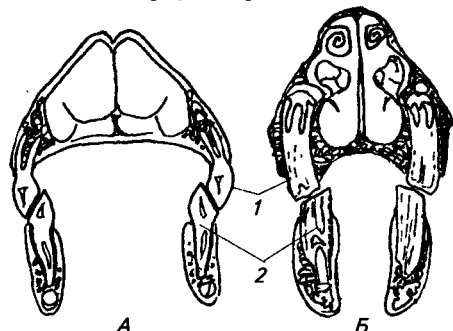
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЕ В ЖЕЛУДКЕ

Настоящее пищеварение принятого корма начинается в желудке. Пищеварение в желудке связано с секреторной деятельностью желудочных желез, двигательной активностью мышц желудка и деятельностью кардиального и пилорического сфинктеров его.

Секреторная деятельность желудочных желез. В слизистой оболочке стенки желудка находится большое количество желез, состоящих из трех видов клеток — главных, обкладочных и добавочных, три секреторные зоны — кардиальная с железами из добавочных клеток, фундальная с железами из обкладочных, главных и добавочных клеток. Желудочные железы основной фундальной зоны вырабатывают кислый желудочный сок (рН 1,0...4,0). Желудочный сок содержит воду, свободную и связанную соляную кислоту

Рис. 40. Зубные поверхности и смыкание их:

А — у мясоядных животных (собак), действуют как ножницы; Б — у растительноядных животных (лошадь) на уровне 5-го коренного зуба благодаря боковому движению прижатых зубов нижней челюсти корм раздавливается и растирается. 1 — верхний зуб; 2 — нижний зуб



(продуцируют обкладочные клетки), неорганические и органические вещества — ферменты, белки, аминокислоты и другие, слизи (продуцируют добавочные клетки). Основные ферменты желудочного сока — *пепсины*, *реннин*, *желудочная липаза* — продуцируются главными клетками. Пепсины расщепляют белки до *пептидов*, *альбумоз* и *пептонов*, частично *аминокислот*, последних образуется мало. Действие пепсинов возможно только в кислой среде; они вырабатываются в форме пепсиногенов — неактивной формы и активируются соляной кислотой до пепсинов. Соляная кислота также вызывает набухание и денатурацию белка, что способствует ферментации. Реннин превращает белок молока казеиноген в казеин, т. е. створаживает молоко, что особенно важно у новорожденных животных. Желудочная липаза расщепляет жиры молока (эмульгированные жиры) до глицерина и жирных кислот.

Корм, попадая в желудок, пропитывается желудочным соком постепенно. Поэтому расщепление белков начинается в поверхностном слое пищевого кома, а в глубине его временно под действием гликолитических ферментов слюны происходит расщепление крахмала и мальтозы. Когда вся пищевая масса пропитается кислым желудочным соком, действие ферментов слюны прекращается.

Сократительная деятельность желудка. Она обеспечивает депонирование в желудке принятого корма, перемешивание его с желудочным соком, передвижение содержимого в желудке и изгнание порциями желудочного содержимого в двенадцатиперстную кишку. Эти процессы обеспечиваются благодаря особым свойствам гладких мышц желудка. Желудок осуществляет благодаря своим мышцам разнообразные сокращения: тонические, перистальтические и систолические. Поступление пищевых масс в желудок сопровождается его растяжением и слабыми перистальтическими сокращениями. Через некоторое время перистальтика желудка усиливается — начинается у кардиального сфинктера и заканчивается у пилорического, обеспечивая перемешивание поверхностного слоя содержимого. Одновременно происходят тонические сокращения, способствующие пропитыванию содержимого желудочным соком. Систолические сокращения обеспечивают изгнание содержимого из пилорической части желудка в кишечник (рис. 41).

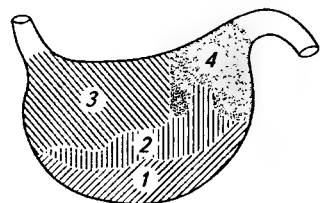


Рис. 41. Схема послойного расположения корма в желудке собаки через 3 ч после кормления:

1, 2, 3 — последовательные порции корма не смешиваются; 4 — смешанная пища в пилорической части желудка

и заканчивается у пилорического, обеспечивая перемешивание поверхностного слоя содержимого. Одновременно происходят тонические сокращения, способствующие пропитыванию содержимого желудочным соком. Систолические сокращения обеспечивают изгнание содержимого из пилорической части желудка в кишечник (рис. 41).

Желудочное пищеварение, возбуждение желудочных желез и выделение желудочного сока

начинается через 10 мин после начала приема корма. Максимум возбуждения и выделения сока наступает к концу первого часа, высокий уровень секреции удерживается 4...8 ч (у сельскохозяйственных животных — 18 ч). Корм задерживается в желудке на 4...8 (10) ч, но уже с первых минут пищеварения пищевая масса (в первую очередь жидкость) из желудка начинает поступать в кишечник. В первые 3...4 ч в кишечник из желудка переходит 60 % содержимого желудка.

Особенности желудочного пищеварения у лошади

Желудок у лошади относительно небольшой (вместимость 8...16 л); на его поверхности не имеет желез — слепой мешок. Принимаемый корм располагается послойно (рис. 42). Первые порции корма распределяются по периферии, последующие втискиваются в середину и раздвигают стенки желудка. Послойное расположение корма происходит и в пилорической части желудка. Потребляемая вода по малой кривизне быстро проходит в пилорическую часть желудка и кишечник. Кардиальный и пилорический сфинктеры располагаются на близком расстоянии друг от друга.

При обычном режиме кормления корм в желудке находится постоянно, что вызывает непрерывную секрецию желудочного сока. После приема корма она усиливается.

Сократительная деятельность желудка слабая. Корм не перемешивается по нескольку часов. Желудочный сок, следовательно, не может быстро пропитать содержимое желудка (пропитывает слои

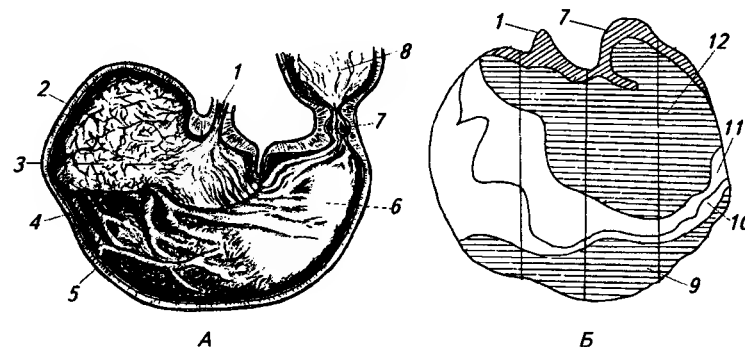


Рис. 42. Желудок лошади:

А — внутренняя поверхность желудка: 1 — кардиальный сфинктер; 2 — слепой мешок; 3 — пищеводная часть; 4 — граница между пищеводной и фундальной частями; 5 — область дна; 6 — пилорическая часть; 7 — пилорический сфинктер; 8 — двенадцатиперстная кишка. Б — послойное расположение корма в желудке: 9 — слой сена; 10 — слой овса; 11 — слой окрашенного овса; 12 — слой сена

постепенно в течение 1...2 ч), что способствует длительному развитию гликолитических процессов (за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны).

В области слепого мешка обитает микрофлора — лактобациллы, стрептококки и дрожжевые грибы. Они обеспечивают бактериальное молочнокислое брожение одновременно с ферментацией белка под влиянием ферментов желудочного сока в фундальной части желудка.

В фундальной и пилорической частях желудка постепенно нарастает ферментация белков под действием пепсина. Конечными продуктами бактериального брожения являются молочная, уксусная, масляная кислоты и газы — H_2 и CO_2 . В желудке лошади клетчатка не расщепляется, так как отсутствует целлюлозолитическая микрофлора.

С усилением сократительной деятельности желудка в первые часы после кормления постепенно перемешивается содержимое слепого мешка, фундальной и пилорической частей желудка, реакция содержимого становится кислой. В этих условиях действие гликолитических ферментов бактерий прекращается. В кислой среде повышается активность пепсина. Содержание соляной кислоты в желудке составляет 0,1...0,25 %.

Механизм возбуждения и регуляции секреторной и сократительной деятельности такой же, как у других видов животных. Время интенсивного желудочного пищеварения 6 ч.

ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У СВИНЕЙ

Желудок у свиней однокамерный. Вместимость 6,5...9 л. В области малой кривизны находится безжелезистая зона; вдоль большой кривизны располагается большая кардиальная зона. В начальной части кардиальной зоны имеется выступ — дивертикул (рис. 43). Только в фундальной (30 %) и пилорической (20 %) зонах имеются железы. Железы фундальной зоны состоят из обкладочных и главных клеток, которые продуцируют кислый секрет, содержащий соляную кислоту (0,20...0,40 %) и ферменты пепсиноген, реннин и липазу. В пилорической зоне железы состоят из главных и добавочных клеток, продуцирующих щелочной секрет.

Принимаемый корм располагается послойно и не перемешивается по несколько часов. Сократительная деятельность желудка после приема корма нарастает постепенно.

Желудочный сок в небольших количествах выделяется постоянно, даже при отсутствии корма в желудке. Кормление усиливает сокоотделение. За сутки при трехразовом кормлении выделяется более 6...9 л желудочного сока.

Начальная фаза желудочного пищеварения — фаза смешанного пищеварения, переваривания белков, липидов и углеводов. По мере пропитывания содержимого желудочным соком эта фаза сменяется на фазу истинного желудочного пищеварения, переваривания белков.

До 2 % легкорастворимых углеводов расщепляется в желудке (в дивертикуле и верхней части кардиальной зоны) под действием амилазы и глюкозидазы слюны и бактериального брожения до мальтозы, глюкозы, молочной, масляной и уксусной кислот. В фундальной и пилорической зонах происходит расщепление белков и жиров. У свиней происходит периодический заброс кишечного содержимого в желудок — регургитация.

Эвакуация содержимого из желудка в кишечник наиболее интенсивно происходит в первые 3 ч. Время желудочного пищеварения около 9 ч.

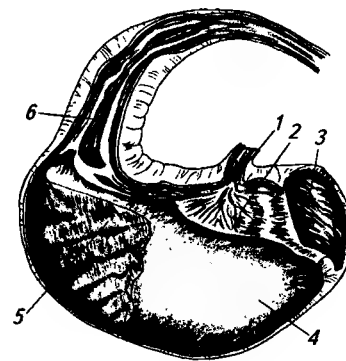


Рис. 43. Желудок свиньи:

1 — кардиальная часть; 2 — пищеводная часть; 3 — слепой мешок (дивертикул); 4 — дно желудка; 5 — пилорическая часть; 6 — пилорический сфинктер

ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЖВАЧНЫХ

Желудок у жвачных сложный многокамерный. Состоит из рубца, сетки, книжки и сычуга — истинного желудка (рис. 44). Рубец, сетка, книжка — преджелудки, не имеют желез, образующих пищеварительный сок, слизистая оболочка их покрыта многослойным ороговевающим эпителием и образует выступы — сосочки в рубце, складки (ячейки) в сетке, листочки в книжке. Вместимость рубца у коровы в среднем 140 л, у овец — 16 л, сетки соответственно — 8 и 0,8 л, книжки — 12 и 1 л, сычуга — 15 и 1,5 л. В преджелудках претерпевают превращения белки, жиры и углеводы (в больших количествах клетчатка) под действием внутриклеточных и внеклеточных ферментов микроорганизмов — бактерий ($10^9...10^{11}$ в 1 мл содержимого; более 50 видов), простейших ($10^5...10^6$ в 1 мл содержимого; более 20 видов инфузорий) и грибов. Преобладают целлюлозолитические (продуцирующие фермент целлюлазу, которая расщепляет клетчатку) и протеолитические (расщепляющие белки) бактерии, много и бактерий, расщепляющих небелковые азотистые продукты, крахмал, липиды, сбраживающие глюкозу.

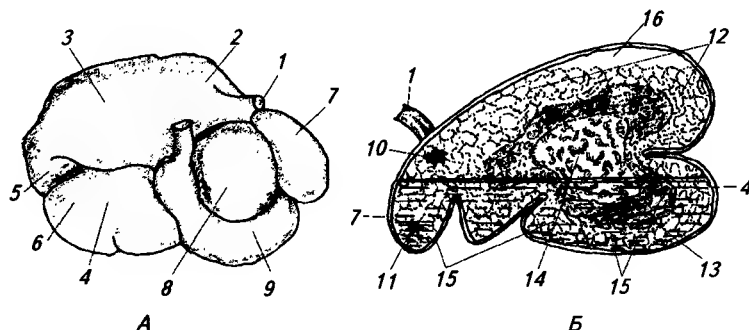


Рис. 44. Желудок жвачного животного (крупного рогатого скота):

А — отделы сложного желудка, вид справа: 1 — пищевод; 2 — преддверие рубца; 3 — дорсальный мешок рубца; 4 — вентральный мешок рубца; 5 — каудодорсальный и 6 — каудовентральный слепые выступы; 7 — сетка; 8 — книжка; 9 — сычуг.

Б — расположение плотных и жидких кормовых масс в рубце: 10 — кардиальное отверстие; 11 — сетко-книжное отверстие; 12 — легкий, недавно проглоченный влажный корм; 13 — тяжелые частицы корма, суспензированные в воде; 14 — плотная масса; 15 — жидкая масса; 16 — газы

Простейших содержится меньше, они также обладают высокой протеолитической, гликолитической и липолитической способностью.

Под влиянием протеиназ и пептидаз белки расщепляются сначала до пептидов, затем до аминокислот. Большая часть аминокислот дезаминирует с образованием аммиака. Аммиак используется микроорганизмами для синтеза собственных белков в связи с размножением. Микроорганизмы синтезируют протоплазматические углеводы, фосфолипиды. Аммиак всасывается в кровь и в печени превращается в мочевины, которая через кровь снова поступает через стенку и со слюной в рубец, где под действием фермента бактерий уреазы расщепляется, превращаясь в аммиак, который используют микроорганизмы.

Крахмал, дисахариды и другие углеводы гликолитическими ферментами микроорганизмов расщепляются до моносахаридов.

Клетчатка (в основном целлюлоза) под действием фермента целлюлазы целлюлозолитических бактерий расщепляется вначале до целлобиозы, затем до глюкозы. Глюкоза подвергается сбраживанию до низкомолекулярных жирных кислот — уксусной, пропионовой, масляной (летучие жирные кислоты). Летучие жирные кислоты (ЛЖК) всасываются в кровь и используются как источник энергии.

Липиды (сырой жир) подвергаются действию липолитических бактерий, расщепляются на моноглицериды, жирные кислоты, глицерин. Глицерин сбраживается с образованием летучих жирных кислот. Жирные кислоты подвергаются гидрогенизации, превращаясь в насыщенные кислоты, которые используют микроор-

ганизмы для синтеза липидов. Микроорганизмы синтезируют водорастворимые витамины.

Ферментация корма в преджелудках сопровождается образованием газов: CO_2 , CH_4 , N_2 , O_2 , H_2 (300...700 л в сутки). Образующиеся газы отрываются, создают оптимальную для микроорганизмов газовую среду.

Пищеварение в преджелудках сопровождается их сократительной деятельностью (рис. 45). Сократительная деятельность осуществляется циклами: сокращается сетка, за ней преддверие рубца, далее дорсальный мешок, вентральный мешок, каудодорсальный и каудовентральный выступы рубца. Через 2...3 цикла сокращается книжка. Количество циклов 7...14 за 5 мин.

Пищеварение в преджелудках связано со жвачным процессом (жвачкой) — отрыгиванием из преджелудков порциями принятого корма, повторным пережевыванием и проглатыванием. Жвачный процесс осуществляется периодами (жвачные периоды): 8...16 раз в сутки, продолжительность 30...50 мин. Значительная часть конечных продуктов ферментации в преджелудках всасывается.

Регуляция всех процессов осуществляется рефлекторно с ре-

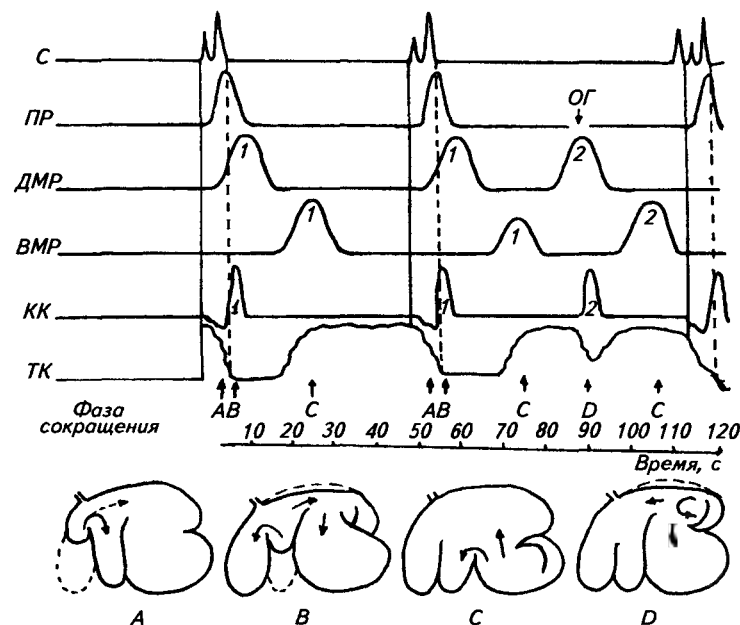


Рис. 45. Последовательность сокращений преджелудков жвачных:

А, В, С, D — фазы сокращений. Пунктирная линия на контурах преджелудков — состояние до сокращения: С — сетка; ПР — преддверие рубца; ДМР — дорсальный мешок рубца; ВМР — вентральный мешок рубца; КК — канал книжки; ТК — тело книжки; ОГ — отрыгивание газов

цепторов преджелудков через блуждающие и чревные нервы, нервный центр, расположенный в продолговатом мозге и вышележащих отделах головного мозга.

Рефлекторно с хеморецепторов слизистой оболочки преджелудков, обуславливается непрерывная секреция слюны (рН 8,4) околоушными слюнными железами. Слюна нейтрализует кислые продукты, образующиеся при брожении. Так поддерживается близкая к нейтральной реакция содержимого преджелудков.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В КИШЕЧНИКЕ

Кишечное пищеварение связано с секрецией поджелудочной железы, кишечных желез и печени, с движениями кишечника, деятельностью пилорического, илеоцекального и анальных сфинктеров. Различают пищеварение в тонком и толстом отделах кишечника.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ

В тонком кишечнике происходит наиболее интенсивное переваривание пищевых масс, поступающих из желудка. Расщепление белков, жиров и углеводов осуществляется под действием трех пищеварительных соков: поджелудочного сока, желчи и кишечного сока. Выводные протоки печени (желчный проток) и поджелудочной железы впадают в 12-перстную кишку.

Секреторная деятельность поджелудочной железы. Проявляется в образовании и выделении поджелудочного сока — бесцветной жидкости щелочной реакции. В поджелудочном соке содержится много ферментов, расщепляющих белки, жиры и углеводы. Все ферменты поджелудочного сока действуют только в щелочной среде.

Протеолитические ферменты — *трипсин*, *химотрипсин*, *панкреатонептидаза Е*, *пептидазы*, *нуклеазы* и др. Основной фермент сока — трипсин расщепляет белки и пептиды до *аминокислот*. Пептидазы расщепляют пептиды до аминокислот, нуклеазы РНК и ДНК — до мононуклеотидов. Аминокислоты — это конечный продукт расщепления белков. Трипсин вырабатывается в неактивной форме в виде трипсиногена и активируется ферментом кишечного сока энтеропептидазой. Трипсин активирует (превращает) в активную форму другие протеолитические ферменты поджелудочного сока.

Липолитические ферменты — *поджелудочная липаза* и *фосфолипазы А*. Поджелудочная липаза расщепляет жиры, которые поступают в кишечник после предварительного эмульгирования желчью, до *глицерина* и *жирных кислот*. Активность липазы

усиливается под влиянием желчи. Фосфолипазы расщепляют фосфолипиды на свободный *глицерин*, *высшие жирные кислоты*, *аминоспирт* и *фосфорную кислоту*.

Гликолитические ферменты — *амилаза*, *глюкозидаза*, *фруктофуридаза*, *галактозидаза* и др. Амилаза расщепляет крахмал до *мальтозы*, глюкозидаза — мальтозу до *глюкозы*, фруктофуридаза — сахарозу до *фруктозы* и *глюкозы*, галактозидаза — лактозу до *галактозы* и *глюкозы*.

Секреторная деятельность печени. Проявляется в образовании и выделении желчи. Желчь постоянно образуется в печеночных клетках и поступает по протокам в желчный пузырь, а из желчного пузыря порциями в 12-перстную кишку во время приема и переваривания пищи. Избыток желчи скапливается в желчном пузыре.

Желчь представляет собой жидкость светло-коричневого цвета (желто-бурого у человека и всеядных, зеленого у травоядных); цвет ее зависит от наличия пигмента билирубина или биливердина. Желчь имеет щелочную реакцию. Она содержит желчные кислоты (холевую, дезоксихолевую, литохолевую, гликохолевую и таурохолевую), желчные пигменты и ферменты амилазу, протеазу, фосфатазу и др.

Желчь обеспечивает прежде всего эмульгирование жира, которое приводит к его распаду на огромное количество мельчайших жировых шариков, находящихся в жидкости во взвешенном состоянии, т. е. образует эмульсию. В таком виде жиры легче перевариваются, т. е. на них эффективнее действуют липолитические ферменты пищеварительных соков (поджелудочного и кишечного). Желчь активно влияет на процессы всасывания в тонком кишечнике, усиливает перистальтику кишечника. Жирные кислоты не растворяются в воде, а поэтому не могут всасываться. Желчные кислоты связываются с жирными кислотами, образуя комплексное соединение — *мицеллы*, которые и транспортируются в эпителиоциты слизистой оболочки кишечника.

Секреторная деятельность кишечных желез. Кишечных желез много в тонком кишечнике (особенно в 12-перстной кишке) и мало в толстом кишечнике (здесь больше бокаловидных клеток, образующих слизь). Кишечные железы непрерывно в небольших количествах выделяют секрет, называемый *кишечным соком*. Кишечный сок имеет щелочную реакцию, содержит целый ряд ферментов, расщепляющих белки, — *энтеропептидаза*, *нуклеазы*, *пептидазы* и др., жиры — *липаза* и углеводы — *амилаза*, *глюкозидаза*, *фруктофуридаза*, *галактозидаза*. В целом в тонком кишечнике происходит превращение белков, жиров и углеводов до конечных продуктов и их всасывание.

Поджелудочная и кишечные железы возбуждаются и выделяют пищеварительные соки через 15...30 мин после начала приема корма; максимум возбуждения и выделения соков происходит к

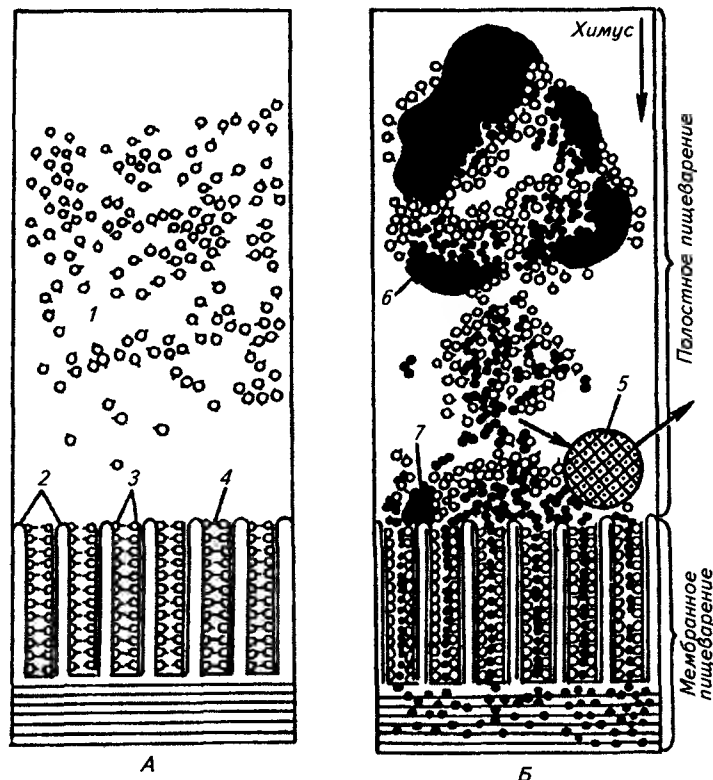


Рис. 46. Схема взаимоотношения полостного и мембранного пищеварения:

А — полость кишки без пищевой массы; Б — полость кишки с пищевой массой; 1 — ферменты в полости кишки; 2 — микроворсинки; 3 — ферменты на поверхности микроворсинки; 4 — поры каемчатого эпителия; 5 — микроорганизм (по своим размерам он не может проникнуть в поры каемчатого эпителия); 6, 7 — пищевые массы на различных стадиях гидролиза

концу 2...3-го часа, высокий уровень секреции удерживается в течение 6...18 ч.

Гидролиз питательных веществ в тонком кишечнике происходит как в просвете его (полостное пищеварение), так и на поверхности микроворсинок, которые располагаются на апикальной поверхности кишечных эпителиоцитов ворсинок (пристеночное, или мембранное, пищеварение) (рис. 46).

Сократительная деятельность тонкого кишечника. В тонком кишечнике пищевые массы подвергаются не только химической, но и механической обработке. Благодаря движениям кишечника они перемешиваются с пищеварительными соками и перемещаются в направлении толстого кишечника. Различают следующие виды

сокращения кишечника — тонические, перистальтические, ритмические, маятникообразные. В тонком кишечнике сокращения более мощные и быстрые, чем в толстом кишечнике.

Содержимое тонкого кишечника называется *химус*.

ПИЩЕВАРИЕ В ТОЛСТОМ КИШЕЧНИКЕ

Содержимое тонкого кишечника — химус (28...38 %) через илеоцекальный сфинктер поступенно продвигается в толстый кишечник. Здесь осуществляется дальнейшее превращение компонентов химуса, но интенсивность пищеварения очень незначительна. В толстом кишечнике превращение еще не расщепленных в тонком кишечнике белков, жиров и углеводов химуса происходит за счет ферментов, поступивших сюда с химусом.

Особенностью пищеварения в толстом кишечнике является превращение питательных веществ за счет ферментов присутствующих здесь многочисленных бактерий. Они способны расщеплять белки, жиры и углеводы. Ферменты микроорганизмов превращают клетчатку растительного корма до глюкозы, большая часть образовавшейся глюкозы сбраживается до летучих жирных кислот. У лошадей большее количество клетчатки переваривается в толстом кишечнике.

В толстом кишечнике различают те же виды сокращений, что и в тонком, с той лишь разницей, что все они более продолжительны, с меньшим ритмом. В слепой кишке происходят перистальтические и антиперистальтические сокращения, в ободочной — маятникообразные, перистальтические, сегментирующие, в прямой — сегментирующие и перистальтические.

В толстом кишечнике происходит всасывание воды, оставшихся в химусе аминокислот, глицерина, глюкозы, уксусной, пропионовой и масляной кислот. Непереварившиеся пищевые массы формируются в толстом кишечнике в каловые массы.

ОСОБЕННОСТИ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРИЕНИЯ У ЛОШАДЕЙ

Из желудка содержимое в кишечник переходит неравномерно; число порций и объем меняются. Слабые перистальтические сокращения желудка обеспечивают после начала кормления эвакуацию периферического слоя содержимого в кишечник небольшими порциями. В среднем за сутки в 12-перстную кишку поступает и разбавляется поджелудочным и кишечным соками и желчью содержимое, составляющее в итоге 190...210 л химуса. Время кишечного пищеварения составляет 5...6 ч. В тонком кишечнике переваривается и всасывается около 60 % содержимого, до 65 % белка,

70 % растворимых углеводов и 60 % жира. Грубые частицы растительного корма быстро проходят тонкий отдел кишечника и через илеоцекальный сфинктер поступают в слепую кишку и ободочную кишку через 90...180 мин. Из слепой кишки в большую ободочную эвакуация химуса осуществляется волнами — 30 волн в 1 ч.

Длина тонкого отдела кишечника около 16...24 м, вместимость 64 л, слепой кишки — соответственно 1 м и 34 л, большой и малой ободочной кишки — 6 и 9 м и 80 и 15 л.

В толстом отделе кишечника пищеварение осуществляется за счет ферментов, поступивших с химусом, ферментов сока желез толстого отдела кишечника (их мало), но в основном за счет ферментов обитающих в нем бактерий — целлюлозолитических, протеолитических и липолитических. Время пищеварения 18...24 ч.

Начало выделения фекалий через 17,5 ч, максимальное — через 24 ч после приема корма. В слепой и ободочной кишке переваривается 55 % клетчатки, 35 % белков, до 24 % углеводов. Всасывается 30 % химуса от поступившего объема 90 %. Поэтому кал лошадей содержит мало воды. В сутки происходит 5...10 дефекаций; масса кала до 28 кг.

ОСОБЕННОСТИ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У СВИНЕЙ

У свиней большой интенсивностью характеризуется кишечное пищеварение. Длина тонкого отдела кишечника 16...25 м, вместимость 9...19 л. В просвет кишечника поступает около 10 л поджелудочного сока, больше 1 л желчи, значительное количество кишечного сока с высокой активностью ферментов. Кишечник расположен спиралеобразно; сократительная деятельность отличается интенсивностью. Время пищеварения в тонком отделе кишечника 3...4 ч.

В толстый отдел поступает 26 % химуса. Длина слепой кишки около 25 см, ободочной и прямой — 5...6,2 м. Время пищеварения в толстом отделе 13 ч, при этом расщепляется около 9 % углеводов, 10...90 % клетчатки (при скармливании соломенной муки — 19 %), образуется 40...50 г летучих жирных кислот (до 68 % уксусной, 28 пропионовой, 20 масляной и 1 % молочной). Всасывается 2...4 л химуса.

В сутки у свиньи 4...5 дефекаций; масса фекалий 1,5...3,6 кг.

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ В ЖЕЛУДКЕ И КИШЕЧНИКЕ У КРОЛИКА

Желудок у кролика имеет подковообразную форму (рис. 47). В желудке небольшие пищеводная и кардиальная зоны. Основную часть площади слизистой оболочки занимает фундальная зона,

верхняя часть которой образует слепой мешок. Железы слизистой слепого мешка содержат в основном главные клетки. Пилорическая зона много меньше фундальной. Объем желудка небольшой, около 160 мл; большой объем слепой кишки, около 230 мл (около 60 см). Желудочный сок выделяется непрерывно, после приема корма секреция его увеличивается, в сутки выделяется до 150 мл. Время желудочного пищеварения 4...6 ч.

В слепой кишке, как у лошадей, в большом количестве переваривается клетчатка. Существенной особенностью пищеварения у кроликов является копрофагия, т. е. поедание собственных фекалий. Кроме обычного кала у кроликов в слепой кишке формируются мягкие, светлые и крупные фекалии, которые они заглатывают прямо из анального отверстия. В желудке эти фекалии не смешиваются с кормом, а располагаются в слепом мешке. Они покрыты оболочкой из микроорганизмов и непереваренных растительных клеток и поэтому подвергаются в желудке брожению. Продукты брожения — летучие жирные кислоты. Когда желудочный сок пропитывает содержимое, микроорганизмы гибнут и служат источником биологически полноценного белка.

ВСАСЫВАНИЕ ПРОДУКТОВ ПРЕВРАЩЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ОСВОБОДИВШИХСЯ ВЕЩЕСТВ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ АППАРАТЕ

Появившиеся в процессе расщепления, растворения и освобождения в ротовой полости, желудке и кишечнике глюкоза, глицерин, жирные кислоты, аминокислоты, вода, минеральные вещества и витамины всасываются в кровь и лимфу.

В с а с ы в а н и е — это транспорт конечных продуктов гидролиза, минеральных веществ, витаминов и воды через структуры слизистой оболочки в кровь и лимфу.

Всасывание осуществляется пассивно и активно.

Активный транспорт — это перенос веществ специальными переносчиками, которые, связав, переносят вещество против градиента концентрации. Таким образом всасываются в основном глюкоза, глицерин, аминокислоты, жирные кислоты, минеральные вещества.

Пассивный транспорт — это переход веществ через клетки и межклеточные пространства путем фильтрации, диффузии и осмоса, т. е. по градиенту концентрации пиноцитоза.

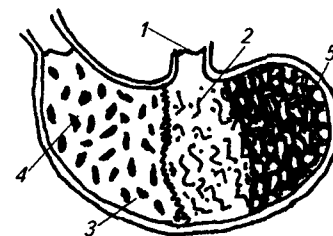


Рис. 47. Желудок кролика — расположение корма и заглатываемых фекалий:

1 — пищевод; 2 — пищеводная и кардиальная зоны; 3 — фундальная зона; 4 — пилорическая зона; 5 — проглоченные фекалии

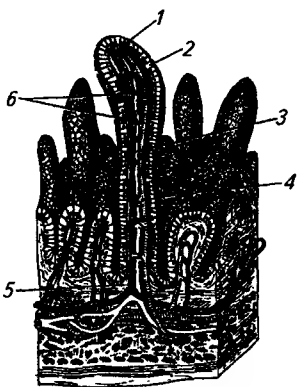


Рис. 48. Схема строения ворсинок тонкого кишечника:

1 — кишечные эпителиоциты; 2 — бокаловидные клетки; 3 — центральный лимфатический синус; 4 — артериола; 5 — вена; 6 — кровеносные капилляры

В ротовой полости интенсивность всасывания незначительна и всасывается лишь глюкоза. В желудке в незначительных количествах всасываются аминокислоты, глюкоза, вода и некоторые минеральные вещества.

Большая часть продуктов превращения питательных веществ и освободившихся веществ, воды всасывается в тонком кишечнике. В процессе всасывания основную роль играет слизистая оболочка. Она имеет большое количество специальных образований — ворсинок и микроворсинок (до 4000 на каждой клетке), которые увеличивают всасывательную поверхность кишечника в 40...50 раз. В каждую ворсинку входят кровеносный и лимфатический сосуды (рис. 48). Аминокислоты, глюкоза и глицерин, растворенные в воде, всасываются в кровь ворсинки и переносятся в общий кровоток. Жирные кислоты в основной массе в эпителиоцитах используются для ресинтеза жира, липопротеидов, которые в виде комплексных соединений — *хиломикронов* — всасываются в лимфу и вместе с ней попадают в кровь. Здесь же всасываются витамины и минеральные вещества.

ДЕФЕКАЦИЯ. АППАРАТ ДЕФЕКАЦИИ

В толстом кишечнике всасываются вода, некоторые минеральные вещества и витамины, не всосавшиеся в тонком кишечнике, и образовавшиеся здесь аминокислоты, глицерин, жирные кислоты, моносахариды, летучие жирные кислоты.

Превращение веществ корма в пищеварительном аппарате сопровождается образованием кала (фецес), который скапливается в прямой кишке. Удержание каловых масс в прямой кишке и их выведение обеспечивают прямая кишка со сфинктерами (внутренним и наружным), которые постоянно находятся в состоянии тонуса (закрыты). Опорожнение прямой кишки от скопившихся каловых масс называется *дефекацией*.

Дефекация — это сложный физиологический процесс, который выражается в согласованной деятельности сфинктеров прямой кишки, самой прямой кишки и мышц брюшного пресса, т. е. аппарата дефекации.

Скопившиеся каловые массы раздражают рецепторы прямой

кишки, информация с них поступает в нервный центр дефекации (образован нейронами пояснично-крестцовой части спинного мозга и других отделов ЦНС), где формируется программа действия. Она поступает через парасимпатические нервные волокна к гладкомышечному внутреннему анальному сфинктеру, вызывая его расслабление, к гладким мышцам дистального отдела ободочной кишки и прямой кишки, вызывая перистальтические движения. Одновременно через срамные нервы она воздействует на поперечнополосатые мышцы наружного анального сфинктера и расслабляет его. Сокращаются и мышцы брюшной стенки. В результате согласованной деятельности этого аппарата каловые массы выводятся наружу. Акт дефекации у каждого вида животных сопровождается характерными позами.

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПТИЦ

Система пищеварения у птиц имеет существенные структурные и физиологические особенности. Пищеварительная система птицы компактна и в то же время чрезвычайно эффективна (рис. 49). Некоторые мелкие птицы ежедневно перерабатывают количество корма, эквивалентное приблизительно 30 % массы их тела. Птицы обычно предпочитают концентрированные корма высокой энер-

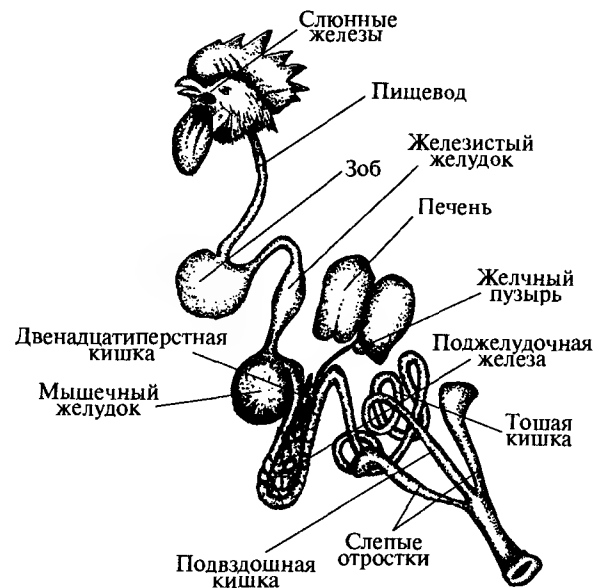


Рис. 49. Органы системы пищеварения кур

гетической ценности, насекомых и других животных, плоды и семена. Они редко питаются только листьями растений, травой. Для домашней птицы листья растений, трава являются только дополнением к концентратной диете как источник витаминов, минеральных веществ и некоторого количества воды.

Структурные особенности. У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки. Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. На твердом небе имеются специальные конусообразные сосочки, направленные назад и способствующие продвижению корма в пищевод. Подобные сосочки находятся на кончике и спинке языка, кроме того, на корне языка имеются нитевидные сосочки. Движения языка и сосочки в целом обеспечивают продвижение захваченной порции корма в глотку, поступление в пищевод.

На дне и крыше полости клюва расположены небольшие *слюнные железы*. Смешанная слюна представляет собой густую и вязкую мутноватую жидкость слабощелочной реакции (рН 6,9...7,2). В ней много слизи, муцина и фермента амилазы. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны.

Вкусовые палочки (рецепторы) в толще языка обеспечивают формирование вкусового ощущения.

Пищевод. Состоит из двух отделов — верхнего и нижнего. Верхний отдел начинается от глотки и заканчивается зобом, нижний отдел — от зоба и заканчивается у железистого желудка. Верхний отдел пищевода длиннее, чем нижний.

Зоб. Представляет собой расширение пищевода, полостной мышечный орган перед входом в грудную полость. На месте входа и выхода в нем имеются сфинктеры. Зоб хорошо развит у кур, индеек, цесарок, голубей, у гусей и уток менее развит и представляет истинное расширение пищевода.

Пищевод и зоб имеют хорошо развитую мышечную стенку. Внутренняя поверхность зоба выстлана многослойным плоским эпителием. В рыхлой соединительной ткани его стенки располагаются альвеолярно-трубчатые железы, секретирующие слизистый секрет, не содержащий ферментов.

Нижний отдел пищевода переходит в желудок.

Желудок. Состоит из двух отделов — железистого желудка (преджелудка, провентрикула) и мышечного желудка (истинного желудка).

Железистый желудок у кур имеет длину около 3,5 см, гусей — 4,5, уток — 6,5, индеек — 4,5 см, веретенообразную форму; широким концом обращен к мышечному желудку. Поверхность слизистой оболочки выстилает однослойный цилиндрический эпителий. Клетки вырабатывают вязкую слизь, которая образует на поверхности защитную пленку из мукополисахаридов. На слизистой оболочке имеется от 30 до 75 конусовидных сосочков, в которые открываются протоки желез желудка. Каждая железа со-

стоит из нескольких круглых долей. Доля включает большое количество альвеол. Протоки долей объединяются в общий проток. Альвеолы образованы однослойным эпителием, клетки его продуцируют пепсиноген и соляную кислоту. рН желудочного сока кислый (соляной кислоты от 0,1 до 0,5 %). Количество соляной кислоты в желудочном соке зависит от характера принимаемого корма. Корма животного происхождения вызывают увеличение секреции соляной кислоты. Содержимое железистого желудка быстро переходит в мышечный желудок.

Мышечный желудок большой, у кур дискообразной, у гусей и уток — эллипсообразной формы. Масса его у кур составляет — $(33 \pm 1,0)$ г, уток — $(91 \pm 1,7)$, гусей — $(143 \pm 3,0)$ г. В его центральной части находится узкая щелевидная полость, концы которой расширены и образуют краниальный и каудальный слепые мешки. Мышечный желудок образован мощными гладкими мышцами. Слизистая оболочка его состоит из однослойных железистых эпителиальных клеток, вырабатывающих специальный секрет, который на ее поверхности затвердевает, образуя защитный слой — кутикулу (ороговевшая желтоватая масса). Кутикула стирается и постоянно заменяется новым секретом. Секрет содержит и соляную кислоту.

Корм растирается, перемешивается, подвергается химическому превращению за счет желудочного сока и забрасываемых периодически из кишечника поджелудочного сока, желчи и кишечного сока. Содержимое мышечного желудка поступает в 12-перстную кишку (длиной 20 см у кур) хорошо развитого тонкого отдела кишечника. Сфинктер между ними закрывается неплотно.

Наиболее развит мышечный желудок у гусей, которые потребляют много травы на выпасах.

Тонкий отдел кишечника. Имеет форму спирали, характерную для органов с большими функциональными возможностями. Тонкий кишечник расположен между воздухоносными мешками. Тонкая кишка, подобно таковой млекопитающих, состоит из 12-перстной, тощей и подвздошной кишок. 12-перстная кишка имеет вид петли. Между тощей и подвздошной кишками нет резкой границы.

У птиц по сравнению с млекопитающими короткий кишечник. Общая длина тонкого отдела у взрослых кур 140...150 см, общая длина всего кишечника более 170 см, пищеварительного тракта — 210 см, т. е. в 6 раз превышает длину туловища, а у цыплят составляет отношение 1:4. Общая длина тонкого кишечника у уток 159 см, гусей — 234, индеек — 205 см. Длина 12-перстной, тощей и подвздошной кишок соответственно у кур 30, 102 и 18 см, уток — 38, 116 и 14 см, гусей — 46, 165 и 23 см, индеек — 37, 140 и 28 см.

Ворсинки кишечника тонкие, нежные, листовидной и пальцевидной формы; их больше в 12-перстной кишке; на 1 см² у кур их

приходится 415, уток — 1512, гусей — 2051, индеек — 292. Высота ворсинок достигает 1 мм, диаметр — 100...200 мкм. Площадь поверхности слизистой оболочки тонкого кишечника у кур составляет около 2,0 м², уток — 1,5, гусей — 5,5, индеек — 8,6 м².

В 12-перстную кишку впадают протоки (2...3) поджелудочной железы и желчные протоки (2).

Поджелудочная железа. Хорошо развита, имеет большой размер и массу: у кур $2,8 \pm 0,12$ г, уток — $7,9 \pm 0,30$, гусей — $9,1 \pm 0,38$ г. Она имеет две доли; у кур и уток — по три протока, у гусей и индеек — по два, которые открываются в одну папиллу с желчным протоком в 12-перстную кишку. Поджелудочная железа выделяет поджелудочный сок, содержащий те же ферменты, что и у млекопитающих, но более активные.

Печень. Хорошо развита; масса до 40 г, но может достигать до 1 кг у гусей при специальном откорме. Печень выделяет желчь темно- или светло-зеленого цвета; содержит альфа-амилазу. Желчь из правой и левой долей сначала поступает в синус — расширение протоков, затем по синусно-пузырному ходу в желчный пузырь. Желчный пузырь и синус соединяются с 12-перстной кишкой при помощи пузырьно-кишечного и синусно-кишечного протоков.

Толстый отдел кишечника. Представлен слепыми отростками (мешками) и прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Подвздошная кишка переходит в прямую кишку; на месте перехода отходят два слепых отростка. Они расположены под углом 30° к кишечнику и имеют сфинктеры. Длина отростка равна 17...30 см у кур, 20...25 см у гусей. Сфинктеры в начальной и конечной части прямой кишки предотвращают поступление содержимого из прямой кишки в подвздошную и преждевременное поступление его в клоаку. Прямая кишка короткая, слабо развита — у кур длиной 8...11 см, диаметром 1...1,5 см. Прямая кишка переходит в клоаку.

Клоака. Представляет собой расширение конечной части прямой кишки. Двумя поперечными кольцевыми мышцами клоака делится на три отдела: 1) передний, копродий, или каловый синус, является истинным продолжением прямой кишки; 2) средний, уродеум, или мочевого синус, — в него открываются мочеточники, спермиопроводы (у мужских особей) или яйцепровод (у женских особей); 3) задний, проктодий, — через него выделяются наружу кал и моча.

У селезня и гусака, а также лебедя в клоаке находится орган совоупления.

Заднепроходное отверстие у птиц имеет форму щели, окружено кольцом запирающих мышц.

Физиологические особенности. Прием корма. Птицы захватывают корм клювом (клюют). Корм, поедаемый птицами разных видов, отличается по свойствам. Соответственно и пи-

щеварительный аппарат у разных видов птиц имеет свои структурно-физиологические особенности.

Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и движениями языка перемещается в глотку и далее в пищевод и зоб.

Пьет птица, забирая в рот порцию воды и поднимая голову, чтобы ее проглотить. Вода через зоб и желудок поступает прямо в кишечник по пищеводу, желобку между мешками зоба, по желудкам.

Пищеварение в зобе. Характеризуется сложной двигательной секреторной функцией. Здесь осуществляются два вида сокращений — перистальтические и тонические. Они сложно сочетаются и обеспечивают вначале поступление корма в левую половину зоба, затем в правую.

Для зоба характерна определенная закономерность двигательной деятельности: 5...12 последовательных сокращений чередуются с паузой по 10 мин. Непосредственно после заполнения зоба кормом движения его замедляются или полностью прекращаются на 35...40 мин. Движения зоба обеспечиваются сокращениями циркулярных и продольных гладких мышц; их регулируют блуждающие и симпатические нервы.

Мелкие компоненты содержимого зоба в первые минуты переходят в нижний отдел пищевода, более крупные задерживаются до 14 ч.

Поступление корма в зоб сопровождается возбуждением его желез. В зобе с помощью собственного секрета и слюны происходят размягчение и набухание корма, а также превращение питательных веществ корма за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны.

В зобе обитают аэробные микроорганизмы, лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжевые клетки. Гидролизуются преимущественно углеводы (под действием альфа-амилазы) — 8...13 % (до 20 %) растворимых углеводов корма, в небольшом количестве белки и жиры (за счет ферментов растительных клеток корма). Конечными продуктами превращения углеводов являются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты.

Главная функция зоба — емкостная.

Перемещение содержимого из зоба происходит за счет небольших сокращений в области зобной воронки. Вначале появляется одно сокращение, через 1...3 мин возникает вторая волна, позже 2...3 последовательных сокращения, затем длительный покой.

Основная масса содержимого эвакуируется из зоба в первые 3...6 ч, меньшая часть — в последующие 8 ч.

Пищеварение в желудке. Содержимое зоба через нижний отдел пищевода поступает в железистый желудок и вызывает усиленную секрецию его сока. Секреция желудочного сока осуществляется непрерывно. Прием корма стимулирует образование и выделение

желудочного сока у кур до 11...13 мл/ч. Желудочный сок содержит фермент пепсин; липаза в нем отсутствует, так как птицы не питаются молоком.

Механизм возбуждения желудочных желез нервно-гормональный. Установлены сложно-рефлекторная и желудочная рефлекторно-гормональная фазы возбуждения и регуляции желудочных желез. Влияние на желудочные железы осуществляется через блуждающие и чревные нервы. Сильным возбудителем желудочных желез является белок; максимальная секреция желудочного сока и фермента пепсина отмечается при содержании белка в рационе в пределах 15...25 %. Большое количество белка у кур, уток и гусей вызывает перевозбуждение желудочных желез и, как следствие, угнетение их секреции.

Железистый желудок выполняет и двигательную функцию; ритм движения — одно сокращение в минуту. Содержимое задерживается здесь на непродолжительное время, не более часа, и в основном пропитывается желудочным соком. Затем переходит в мышечный желудок.

Пищеварение в мышечном желудке интенсивное за счет ферментов желудочного сока обоих желудков и сокращений самого мышечного желудка. Мышечный желудок птиц осуществляет два вида сокращений: фазные и тонические. Они проявляются одновременно. На фоне периодического повышения и понижения тонуса мышц происходит двухфазное сокращение желудка (сокращение и расслабление, после небольшого расслабления вновь сокращение и расслабление). Частота сокращений мышечного желудка составляет 1...6 раз в минуту (давление в желудке при этом достигает 100...300 мм рт. ст.), продолжительность одного сокращения от 10 до 60 с.

Цикл движения мышечного желудка начинается с сокращения верхней промежуточной мышцы. В период ее укорочения начинается сокращение передней главной. В начале расслабления последней происходят последовательные сокращения нижней промежуточной и затем задней главной мышцы. При сокращении промежуточной мышцы содержимое краниального мешка выдавливается в щелевидную полость между пластинами кутикул главных мышц. Последующие сокращения передней главной мышцы смещают содержимое щелевидной полости в заднем направлении. Сокращение нижней промежуточной мышцы обеспечивает вытеснение химуса каудального мешка в полость между главными мышцами. Задняя главная мышца продвигает содержимое в направлении краниального слепого мешка.

Главные мышцы в каждом цикле сокращений производят встречные движения, оказывая растирающее воздействие на частицы корма. Асимметричность расположения волокон в главных мышцах желудка обеспечивает возможность осуществления и боковых движений.

Сократительная деятельность мышечного желудка регулируется местным ауэрбаховским сплетением и рефлекторно с участием блуждающих и черепных нервов.

При сокращении в мышечном желудке создается высокое давление — от 100...10 до 300 мм рт. ст. За счет сильных сокращений мышечного желудка происходит механическое превращение корма — растирание его компонентов. Эта особенность пищеварительного аппарата птиц компенсирует отсутствие зубов. Растиранию способствуют находящиеся в желудке гравий, стекло и пр., которые периодически заглатывает птица в естественных условиях.

Одновременно в мышечном желудке происходит и химическое превращение корма за счет ферментов соков: желудочного, а также поджелудочного, кишечного и желчи, которые забрасываются через неплотно закрытый сфинктер. Сфинктер между мышечным желудком и 12-перстной кишкой периодически открывается в период пищеварения, и в желудок затекает содержимое кишечника с ферментами поджелудочного сока, желчи, кишечного сока. Поэтому в мышечном желудке интенсивно перевариваются белки, жиры и углеводы. Время желудочного пищеварения составляет 1...3 ч.

Входное и выходное отверстия в мышечном желудке расположены близко. В связи с этим сокращения мышечного желудка сопровождаются эвакуацией жидкого желудочного содержимого, а твердые и более крупные частицы корма задерживаются в желудке и подвергаются более глубоким превращениям. Содержимое из желудка поступает в кишечник порциями и периодически.

Пищеварение в кишечнике. Осуществляется полостное и пристеночное пищеварение с преобладанием пристеночного. Пищеварение характеризуется большой интенсивностью, так как все ферменты пищеварительных соков в кишечнике высокоактивны.

Поджелудочная железа секретирует поджелудочный сок непрерывно. Прием корма и воды вызывает увеличение выделения поджелудочного сока и ферментов. При трехразовом кормлении и поении за сутки у кур выделяется $50 \pm 1,7$ мл, у уток — $56 \pm 1,2$, у гусей — $64 \pm 4,9$ мл поджелудочного сока. Сок содержит высокоактивные ферменты.

Механизм возбуждения и регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы рефлекторно-гормональный.

Желчь образуется непрерывно; у кур около 0,4 мл/ч. После кормления образование желчи увеличивается до 1,5 мл/ч. Такой уровень выделения желчи сохраняется около 5 ч, а затем постепенно снижается. В течение суток у кур и уток на 1 кг массы образуется более 26 и 36 мл желчи соответственно. Больше желчи в кишечник поступает по синусно-кишечному протоку.

Механизм образования и выделения желчи рефлекторно-гормональный. Сильным возбудителем является соляная кислота.

Хорошо развитый кишечник и ворсинки обеспечивают интенсивное всасывание подвергнутых превращению веществ. Общая площадь всасывания у кур в среднем достигает 2000 см². В кишечнике всасывается 62...63 % сухих веществ, 86...91 % протеина, 62...54 % жира, 80 % БЭВ, 30...50 % воды. Время кишечного пищеварения 3...5 ч.

Кишечник осуществляет активную сократительную деятельность: число перистальтических движений за 15 мин составляет 6...10 (колебания от 2 до 19), антиперистальтических сокращений меньше, от 0 до 3.

Эвакуация содержимого происходит периодами по 30...40 мин, между которыми покой около 30 мин. В кишечник поступает в дневное время более 400 мл, ночью — около 250 мл. Количество сухого вещества в химусе в пределах 7,5...20 %. В химусе кишечника наблюдается высокая активность амилазы, протеаз, липазы.

Содержимое порциями — 30...56 порций в час — поступает в слепые отростки за счет расслабления их сфинктеров. Превращение веществ содержимого в *слепых отростках* осуществляется благодаря ферментам, поступающим с химусом, собственному секрету (содержит ферменты, действующие преимущественно на промежуточные продукты распада белков, жиров и углеводов — карбоксипептидазу, липазу, альфа-амилазу, глюкозидазу, фруктофуридазу) и ферментам микроорганизмов, населяющих слепые отростки (большое количество микроорганизмов, в том числе целлюлозолитические бактерии, которые обеспечивают расщепление клетчатки). Химус слепых мешков обладает амилазной и протеазной активностью. В слепых отростках расщепляется 10...25 % клетчатки, 8...10 % протеина, небольшое количество растворимых углеводов и липидов.

Пищеварение в слепых отростках сопровождается сокращениями — 10...12 в 1 ч. У кур осуществляются сокращения характера тонического напряжения продолжительностью до 80...100 с.

Периодически сфинктеры раскрываются и содержимое порциями поступает в прямую кишку. На 8...10 сокращений тонкого кишечника, обеспечивающих поступление содержимого в слепые отростки, последние осуществляют 1 сокращение, обеспечивающее эвакуацию содержимого в прямую кишку.

Время пищеварения в толстом кишечнике составляет 6...10 ч.

В *прямой кишке* завершается формирование каловых масс — помета (беловатые полутвердые массы, представляющие собой смешанный кал и мочевые экскременты). Сформировавшийся помет периодически выбрасывается наружу рефлекторно через клоаку.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

В регуляции деятельности органов пищеварения следует различать: 1) регуляцию приема корма; 2) регуляцию объема и состава пищеварительных соков, секреторной деятельности; 3) регуляцию сократительной деятельности желудка и кишечника; 4) регуляцию всасывательной деятельности.

Регуляция приема корма. Осуществляется центром питания. Рефлекторно со зрительных, обонятельных и вкусовых рецепторов, хеморецепторов сосудов, механо- и хеморецепторов желудка информация поступает в центр питания (гипоталамус) и обуславливает поиск и прием корма. При захвате корма — в центр жевания (продолговатый мозг) и обуславливает жевание; сформированная в нервном центре программа действия поступает к жевательным мышцам и вызывает захват корма и жевание. Сформированный пищевой ком вызывает возбуждение рецепторов и центра глотания, периферического глотательного аппарата, и осуществляется глотание. Торможение центра голода и возбуждение центра насыщения, прекращение приема корма вызывает и поддерживает информация с рецепторов желудка — о растяжении его кормом, с рецепторов кровеносных сосудов — о содержании в крови глюкозы, аминокислот и др. В результате изменяется пищевое поведение животного, прекращается прием корма.

Регуляция объема и состава пищеварительных соков, сократительной и всасывательной деятельности желудка и кишечника. Регуляция объема и состава пищеварительных соков, сократительной и всасывательной деятельности желудка и кишечника осуществляется в 3 фазы.

I фаза — сл о ж н о - р е ф л е к т о р н а я. Возбуждение пищеварительных желез, сократительного и всасывательного аппаратов желудка и кишечника осуществляется по типу условного рефлекса с рецепторов зрения, слуха, обоняния на вид, запах и другие раздражители, сопровождающие прием корма, и безусловного рефлекса с рецепторов ротовой полости, раздражаемых самим кормом.

II фаза — ж е л у д о ч н а я н е р в н о - г о р м о н а л ь н а я. Возбуждение пищеварительных желез, сократительного и всасывательного аппаратов желудка и кишечника начинается при раздражении рецепторов желудка с момента поступления в него корма, а также с участием тканевых гормонов желудка и кишечника.

III фаза — к и ш е ч н а я н е р в н о - г о р м о н а л ь н а я. Возбуждение пищеварительных желез, сократительного и всасывательного аппаратов желудка и кишечника начинается с момента поступления химуса в кишечник, а также с участием тканевых гормонов кишечника.

Рефлекторная регуляция с рецепторов желудка и кишечника осуществляется через афферентные и эфферентные нервные волокна блуждающих и чревных нервов, нервный центр в продолговатом мозге.

Глава XIV

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Обмен веществ и энергии — это основная функция организма. Под обменом веществ и энергии понимают совокупность процессов поступления питательных и биологически активных веществ в пищеварительный аппарат, превращения или освобождения их и всасывание продуктов превращения и освобождения веществ в кровь и лимфу, распределение, превращение и использование всосавшихся веществ в тканях органов, выделение конечных продуктов превращения и использования, вредных для организма. Выполнение любой другой функции организма связано с осуществлением обмена веществ и энергии.

Обмен веществ и энергии в организме осуществляется в три фазы: 1) поступление в организм нужных веществ, превращение и всасывание их в пищеварительном аппарате; 2) распределение, превращение и использование всосавшихся веществ; 3) выделение конечных продуктов превращения и использования веществ.

В процессе обмена веществ происходит превращение энергии. Потенциальная энергия сложных органических соединений при их расщеплении освобождается, превращаясь в механическую, электрическую и тепловую. Она используется на поддержание температуры тела, на совершение внешней работы, на процессы, связанные с ростом, развитием и жизнедеятельностью организма.

Обмен веществ (метаболизм) представляет собой единство двух процессов: ассимиляции (анаболизма) и диссимиляции (катаболизма).

Ассимиляция — совокупность процессов, обеспечивающих образование (синтез) в организме свойственных ему веществ

(белков, жиров, углеводов, комплексных веществ) из веществ, поступивших в организм из внешней среды.

Диссимиляция — совокупность процессов ферментативного расщепления сложных веществ. Оба процесса взаимосвязаны и возможны только при наличии другого. Интенсивность одного процесса зависит от интенсивности другого.

Обмены различных веществ в организме тесно взаимосвязаны, но для облегчения понимания целесообразно рассмотреть отдельно обмен белков, жиров, углеводов, водно-солевой обмен, обмен витаминов. Каждый из них имеет свои особенности.

ОБМЕН БЕЛКОВ

Белки имеют особое биологическое значение, так как являются носителями жизни. Они представляют собой материал, из которого строятся все клетки, ткани и органы организма; входят в состав ферментов, гормонов и др. Белковый оптимум составляет 1 г белка на 1 кг массы тела.

Все процессы в организме связаны с синтезом белка. Главную роль в синтезе белка играют нуклеиновые кислоты ДНК и РНК. ДНК находится в ядрах клеток (в хромосомах клеточного ядра), а РНК — в протоплазме клеток и ее структурах (рибосомах). ДНК являются носителями информации о структуре белка, т. е. являются образцом (матрицей), с которого снимается копия. РНК передают информацию с ДНК на рибосомы, где и происходит образование новых белковых молекул.

Белки и нуклеиновые кислоты имеют ведущее значение в обмене веществ в организме. Обмен белков, как и всякий обмен, протекает в 3 фазы:

1) расщепление белков в желудочно-кишечном тракте и всасывание продуктов расщепления;

2) превращение всосавшихся продуктов в организме и образование специфических для данного организма структур, белков, гормонов, ферментов и др;

3) выделение из организма конечных продуктов обмена белков.

Нуклеиновые кислоты входят в состав нуклеопротеидов (сложных белков), которые начинают превращаться в желудке под действием пепсинов с освобождением нуклеиновых кислот. Они в кишечнике под влиянием нуклеаз поджелудочного сока и фосфоэстераз кишечника гидролизуются с образованием в конечном счете мононуклеотидов (состоят из пуринового или пиримидинового основания, пентозы и остатка фосфорной кислоты), нуклеозидов, фосфорной кислоты, которые всасываются в кровь.

Мононуклеотиды в организме используются для синтеза нуклеиновых кислот (полинуклеотидов); выполняют роль источников

энергии (АТФ), регуляторов активности химических реакций (цАМФ), входят в состав коферментов (ФАД, НАД и др.) и др. В зависимости от типа клеток концентрация в них мононуклеотидов различна. Синтез их осуществляется наиболее активно в тканях эмбриона.

Преобразование белков начинается в желудке под действием ферментов. Они расщепляются до полипептидов, пептидов и частично аминокислот. Дальнейшее расщепление белка, полипептидов и пептидов происходит в кишечнике под действием ферментов до аминокислот, которые затем всасываются в кровь.

Аминокислоты с кровью доставляются в клетки тканей и органов, и прежде всего в печень. Аминокислоты используются для синтеза белка, свойственного данному организму, его органу, ткани, белка, связанного с ростом, функцией (ферментов, гормонов, молока, яйца, спермы, иммунных тел), с самообновлением, регенерацией.

В печени синтезируются белки плазмы крови (альбумины, частично глобулины, фибриноген и протромбин), белки печеночной ткани, которые используются на восстановление белков ткани печени, белок креатин (из аргинина, метионина, глицина), используемый мышцами, где он фосфорилируется до креатинфосфата, окисляющегося с образованием креатинина.

В тканях и органах организма синтезируется белок тканей (в каждой ткани свой белок), используемый на восстановление собственных белков. В печени и тканях наряду с синтезом происходит и обновление имеющегося в них белка. Считают, что половина всего азота организма обменивается на новый в течение 5...7 сут.

Одновременно в организме (тканях) происходит распад белка. При этом образуются аминокислоты, которые поступают в кровь. Образовавшиеся аминокислоты, наряду с аминокислотами, поступающими из пищеварительного тракта, включаются в новые обменные реакции и используются для синтеза белка тканей.

Аминокислоты в организме не откладываются. Поэтому нормальное протекание белкового обмена характеризуется азотистым равновесием, т.е. количество азота, поступившего в организм, соответствует количеству азота, выделяемому из организма. Излишки аминокислот, поступающие с кормом, в печени могут превращаться в углеводы и жиры.

Все аминокислоты подразделяют на заменимые и незаменимые. Незаменимые аминокислоты не могут быть синтезированы в организме, а заменимые могут. Для синтеза белка необходим определенный набор заменимых и незаменимых аминокислот. В зависимости от содержания аминокислот в белках последние делят на полноценные (содержащие незаменимые аминокислоты) и неполноценные.

Незаменимых аминокислот для свиньи, курицы и человека 10: лизин, триптофан, гистидин, фенилаланин, лейцин, изолейцин, метионин, валин, треонин, аргинин.

У жвачных и некоторых других видов животных есть свои особенности в обмене белка. Так, у жвачных микрофлора преджелудков способна синтезировать все незаменимые аминокислоты и, следовательно, они могут обходиться кормом без незаменимых аминокислот.

Избыток аминокислот может использоваться и как источник энергии: аминокислоты дезаминируются, а затем окисляются с освобождением энергии и образованием воды и диоксида углерода.

При дезаминировании в тканях образуется аммиак, который связывается с глутаминовой кислотой, образуя глутамин. Глутамин является основной формой транспорта аммиака в печень, где он распадается на глутаминовую кислоту и аммиак.

Конечными продуктами превращения белков в организме являются аммиак, который в печени превращается в мочевины, креатинин, мочевая кислота, алантоин, диоксид углерода и вода.

У птиц мочевая кислота является основным продуктом белкового обмена, соответствуя мочеvine у млекопитающих.

Азотистые соединения выводятся через почки с мочой, через кожу с потом; диоксид углерода — через легкие и кожу; вода — через почки, кожу и легкие.

В крови животных поддерживается концентрация белка на уровне 60...90 г/л (альбуминов — 32...45 г/л, глобулинов — 23...40 г/л), мочевины — 3,33...8,32 ммоль/л.

ОБМЕН ЖИРОВ

Жиры (липиды) играют в организме роль запасного энергетического материала, а также являются пластическим материалом.

Обмен жиров протекает в три фазы:

1) расщепление и всасывание жиров в желудочно-кишечном тракте;

2) превращение всосавшихся продуктов расщепления жиров в тканях и образование специфических для данного организма жиров, использование всосавшихся продуктов как пластического материала и источника энергии;

3) выделение продуктов обмена жиров из организма.

В пищеварительном аппарате под действием ферментов жир подвергается гидролизу до жирных кислот и глицерина, моноглицеридов. Продукты расщепления всасываются в энтероциты, где происходит обратный синтез триглицеридов. Затем здесь из триглицеридов и белка образуются хиломикроны — триглицериды, заключенные в оболочку из белка, фосфолипидов и эфиров холестерина, которые поступают в лимфу. Часть свободных жир-

ных кислот и глицерин, растворимые в воде, всасываются и в кровь. С лимфой хиломикроны, поступают в венозную кровь и транспортируются к тканям и органам. Первые органы, через которые проходят хиломикроны, — сердце, легкие, а затем уже они поступают в общий кровоток.

В легких происходит задержка части хиломикронов специальными клетками — гистиоцитами и временное депонирование. При этом жир окисляется с освобождением энергии, которая используется для процессов поддержания структурной организации легких и согревания поступающего в легкие воздуха.

Наиболее важную роль в превращении жиров крови играют печень, жировая ткань, молочные железы и желудочно-кишечный тракт.

В печени хиломикроны подвергаются гидролизу с образованием жирных кислот. Они окисляются или используются для синтеза новых триглицеридов и фосфолипидов, липопротеидов, а также частично депонируются. В таком виде жир поступает из печени в кровь и далее в жировые депо (жировую ткань).

В жировой ткани происходит синтез и депонирование триглицеридов и жирных кислот. Перед использованием тканями и органами организма жир обязательно проходит стадию депонирования в жировых депо.

Жиры входят в состав мембраны клеток, в нервную ткань, наружные покровные ткани, витамины, ферменты, биологически активные вещества.

Из жировых депо жир используется по мере необходимости; расщепляется до глицерина и жирных кислот, которые поступают в кровь и используются органами как энергетический и пластический материал.

Жиры — это основной источник энергии в организме. С жирами в организм поступают и так называемые незаменимые жирные кислоты: линолевая, линоленовая, арахидоновая. Примерно 20 различных жирных кислот участвуют в образовании триглицеридов животного организма. Состав их в молекулах триглицеридов меняется в зависимости от вида корма.

Глицерин окисляется до диоксида углерода и воды с образованием АТФ. Окисление жирных кислот путем бета-окисления сопровождается освобождением энергии и образованием АТФ. Промежуточными продуктами окисления являются кетоновые тела: бета-оксимасляная кислота, ацетон и ацетоуксусная кислота. Конечные продукты окисления жирных кислот — диоксид углерода и вода. Основное место окисления жирных кислот — печень.

В организме осуществляется и синтез жира, жирных кислот, глицерина (в печени, жировой ткани, молочной железе) из белков и углеводов при избыточном их поступлении. Синтезируется глицерин из глюкозы, жирные кислоты — из ацетоуксусной кислоты.

В крови животных поддерживается концентрация общих липидов на уровне 3,0...4,0 г/л, общих фосфолипидов — 1,53...3,63 г/л, холестерина — 140 мг % (3,61 ммоль/л), жирных кислот — 20 мг/л и кетоновых тел — 25 мг/л.

Конечные продукты превращения жиров выводятся из организма через почки с мочой, через кожу с потом, через легкие с выдыхаемым воздухом.

ОБМЕН УГЛЕВОДОВ

Углеводы в организме используются в основном как источник энергии. Обмен углеводов — это совокупность процессов их превращения в организме. Он осуществляется в три фазы:

1) гидролитическое расщепление углеводов в пищеварительном аппарате и всасывание продуктов гидролиза в кровь;

2) превращение и использование всосавшихся из пищеварительного аппарата продуктов гидролиза углеводов в организме, сопровождающееся включением углеводов в структуры организма и освобождением энергии;

3) выделение конечных продуктов обмена углеводов из организма.

Превращение углеводов под действием ферментов начинается в ротовой полости, продолжается в желудке и происходит в основном в кишечнике. Углеводы всасываются главным образом в виде глюкозы в тонком кишечнике и поступают в кровь.

С кровью (через воротную вену) глюкоза поступает в печень, где частично задерживается, частично проходит с кровью дальше и достигает тканей всех органов.

Всасавшаяся глюкоза в основном используется как энергетический материал, так как возможности отложения ее в организме весьма ограничены. В печени, в мышцах и других органах глюкоза депонируется (откладывается) в виде гликогена (до 4,0 % к массе печени, 1,5 % к массе мышц). Часть глюкозы в печени превращается в жир и откладывается в жировых депо.

Во всех тканях, пройдя стадию депонирования, глюкоза используется как источник энергии, т. е. окисляется. Окисление глюкозы происходит как в аэробных, так и анаэробных условиях.

Вначале глюкоза активируется (фосфорилируется), превращается в пировиноградную кислоту. В аэробных условиях пировиноградная кислота окисляется в цикле Кребса до диоксида углерода и воды с образованием АТФ. При полном окислении молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ. В анаэробных условиях (в мышцах при усиленной работе) пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту с образованием энергии. Таким образом из молекулы глюкозы при отсутствии кислорода образуется 2 молекулы АТФ. Затем в печени из

молочной кислоты синтезируются глюкоза и гликоген. Если же на этапе молочной кислоты возникают аэробные условия, то она превращается в пировиноградную кислоту, которая уже окисляется в цикле Кребса.

Глюкоза используется для синтеза лактозы (молочного сахара), липидов, глицерина, аминокислот, жирных кислот.

У жвачных животных углеводы кормов в большей части превращаются, сбраживаются в преджелудках до образования летучих жирных кислот (ЛЖК): уксусной, пропионовой и масляной, которые всасываются в кровь. Затем в организме уксусная, пропионовая и масляная кислоты используются для образования липидов и кетонных тел; пропионовая кислота — для синтеза глюкозы; уксусная, масляная и пропионовая кислоты окисляются в тканях органов с образованием АТФ, диоксида углерода и воды.

В крови человека и моногастричных животных обеспечивается концентрация глюкозы на уровне 1,0...1,2 г/л, у полигастричных (жвачных) — 0,42...0,6 г/л.

ОБМЕН МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Минеральные вещества в целом связывают воедино превращение и использование питательных веществ в организме, так как они необходимы для построения клеток, белков, ферментов, гормонов, участвуют в физиологических процессах — нервном возбуждении, мышечном сокращении, свертывании крови и др.

В организме более 80 элементов, из них 15 жизненно необходимых. Их подразделяют на макро- и микроэлементы. К макроэлементам относят кальций, фосфор, калий, натрий, хлор, серу и магний, к микроэлементам — железо, медь, цинк, йод, марганец, кобальт, молибден, селен и др. (более 60).

Обмен их осуществляется в три фазы: поступление с кормом и водой; освобождение и всасывание в кровь с использованием во всех процессах; выведение отдельно в основном с мочой и калом при поступлении в избытке и в составе различных соединений.

Роль макроэлементов. Кальций. Входит в состав опорных тканей организма — костную и мышечную, содержится постоянно в крови. Он способствует сокращению мышц, принимает участие в свертывании крови, стимулирует рождение импульсов в сердечной и гладких мышцах, участвует в определении проницаемости клеточных мембран. Кальций входит в состав молока.

Фосфор. В больших количествах включается в костную ткань в виде солей с кальцием, постоянно содержится в крови. Он входит в состав АТФ, поэтому принимает участие во всех процессах в организме.

Магний. Преимущественно входит в состав костной ткани, мышц, где включается в комплекс миозина и АТФ. Способствует взаимодействию его с актином, постоянно содержится в крови. Он является одним из основных элементов клетки и образует в ней комплексы с белками, стимулирует процессы окислительного фосфорилирования в митохондриях. Магний необходим для жизнедеятельности микроорганизмов в пищеварительном тракте.

Калий. Внутриклеточный элемент, принимает участие в возникновении и распространении возбуждения по мембране клетки, в транспорте веществ через мембрану клетки.

Натрий. Внеклеточный элемент, вместе с калием участвует в возникновении и распространении возбуждения по мембране клетки, повышает возбудимость нервной и мышечной ткани. Он обеспечивает осмотическое давление крови, служит щелочным резервом.

Хлор. Совместно с натрием обеспечивает осмотическое давление крови (жидкостей организма). Необходим для поддержания возбудимости возбудимых тканей. Он используется для образования соляной кислоты желудочными железами.

Сер. Входит в состав незаменимых аминокислот (метионин, цистин и др.), гормонов (инсулин, пролактин, окситоцин и др.), витаминов (тиамин, биотин), поэтому ее физиологическая роль определяется их ролью.

Роль микроэлементов. Железо. Образует лабильные комплексы с белками и углеводами и участвует в процессах организма: в эритроцитах — транспорта кислорода и диоксида углерода, в мышцах — тканевого дыхания.

Медь. Находится во всех тканях организма в составе белка церулоплазмينا. Она обладает большой биологической активностью. Участвует в процессах кроветворения, ускоряет включение железа в гемоглобин в эритроците; оказывает стимулирующее влияние на защитные механизмы организма, повышает воспроизводительную функцию организма. Она необходима для роста шерсти, пера.

Кобальт. Распределяется во всех тканях организма; много в эритроцитах. Он включается в состав витамина цианкобаламина, который необходим для кроветворения. Кобальт стимулирует рост организма.

Цинк. В больших количествах содержится в крови, распределяется в тканях организма. Он образует непрочное соединение с гормоном инсулином и другими гормонами, осуществляя через них стимулирование роста, воспроизводительной функции организма. Цинк необходим для процесса кроветворения и образования костей скелета.

Марганец. Содержится в значительных количествах в костях скелета, в печени и других органах и тканях, крови. Он стимулирует через фермент щелочную фосфатазу отложение жира, об-

разование белка, кроветворение и повышает защитные силы организма.

М о л и б д е н. Участвует в обмене пуринов (пурины образуются при обмене ДНК и РНК), оказывая этим выраженное влияние на рост организма.

Й о д. Задерживается в организме в больших количествах щитовидной железой. Она использует йод для синтеза своих гормонов: трийодтиронина и тироксина. Свое влияние на организм йод оказывает через эти гормоны. Он стимулирует обмен белков, жиров и углеводов, повышает сопротивляемость к вредным воздействиям окружающей среды, ускоряет синтез ферментов.

С е л е н. Обладает большой биологической активностью, включается в обменные процессы и обеспечивает нормальное функционирование кожи, мышц. Он стимулирует рост и развитие организма, повышает его реактивность и резистентность.

Ф т о р. Участвует в минерализации костей и зубов, стимулирует рост, репаративные процессы, образование антител. Усиливает действие кальциферола.

Х р о м. Включается в фермент трипсин.

Б р о м. Усиливает процесс торможения в центральной нервной системе.

В крови животных поддерживается оптимальное для обмена веществ количество минеральных веществ — 9,0 г/л. Сдвиги концентрации их связаны с приемом корма. При недостатке внутренних резервов минеральных веществ (запасы в костной ткани, печени, мышцах, селезенке, коже) животные осуществляют поиск их источников. При повышении концентрации веществ в крови они откладываются в депо, увеличивается выделение их с мочой, уменьшается их всасывание из желудочно-кишечного тракта. В том и другом случаях включаются механизмы нервно-гормональной регуляции обмена минеральных веществ.

ОБМЕН ВОДЫ

Большую роль в обмене веществ играет вода, которая не является ни питательным веществом, ни источником энергии.

Организм животных содержит воды 60...70 % от массы тела. Она входит в состав всех клеток тела, пищеварительных соков, плазмы крови, лимфы, тканевой жидкости и др. Наибольшее количество воды (40...45 %) сосредоточено внутри клеток. Внеклеточная вода включает плазму крови (5 % от массы тела), межклеточную жидкость (16 %) и лимфу (2 %). Трансцеллюлярная вода (1...3 %) — спинномозговая, внутриглазная, брюшной полости, плевры, перикарда, суставных сумок, желудочно-кишечного тракта. Между внеклеточной и внутриклеточной водой осуществляет-

ся постоянный обмен. Структура воды в клетках соответствует таковой в льдоподобном состоянии.

Вода благодаря действию ферментов включается в многочисленные биохимические реакции, а также является средой, в которой осуществляются реакции организма.

Вода крови пополняется за счет питьевой воды, поступающей в организм с пищей. Некоторое количество воды образуется в процессе окисления веществ — белка, жира, углеводов; из 100 г соответственно образуется 41; 107 и 55 мл.

Общее количество воды в организме поддерживается на относительно постоянном уровне благодаря нервно-гормональной регуляции. В сутки человеку требуется до 2...3 л воды, корове 56...90 л, включая воду, поступающую с пищей.

Вода выводится с потом, калом, парами выдыхаемого воздуха, мочой, молоком.

Об обмене воды судят по ее балансу: у взрослых животных — водное равновесие, у растущих — положительный, при недостаточном поступлении воды — отрицательный баланс. При потере 15...20 % наступает смерть. Такое количество воды теряется у лошадей за 17...18 сут, крупного рогатого скота — 20...25, собак — 8...10, у кур — за 7...8 сут.

Регуляция обмена воды осуществляется рефлекторно с осморорецепторов через нервный центр обмена воды, расположенный в гипоталамусе, с участием гормонов — антидиуретического и альдостерона.

ОБМЕН ВИТАМИНОВ

Витамины — это необходимые для жизни животных органические низкомолекулярные соединения различной химической природы. Они служат биокатализаторами, являясь активной частью коферментов, отдельных биохимических и физиологических процессов, обладают высокой биологической активностью. Витамины в организм поступают с кормом, в основном с растительным. Водорастворимые витамины синтезируются и в пищеварительном тракте животных микроорганизмами. В растениях витамины находятся в виде комплексных соединений с белками и другими веществами. В процессе пищеварения 25...50 % витаминов освобождаются и усваиваются. Различают витамины и витаминоподобные вещества.

Витамины — совершенно незаменимые вещества. Недостаток поступления их в организм с кормом или нарушение их усвояемости и обмена приводит к развитию заболеваний, называемых *авитаминозами*.

Витамины, поступившие в пищеварительный аппарат или абсорбированные в нем, всасываются через его стенку в кровь и вступают в организм в реакции, образуя сложные производные — ко-

ферменты. Они затем соединяются с белком и образуют многочисленные ферменты. Ферменты в организме являются биологическими катализаторами, следовательно, витамины участвуют в процессах окисления и синтеза новых веществ.

Суточная потребность в витаминах определяется миллиграммами или даже их долями.

В настоящее время насчитывается более 50 витаминов. Все они составляют две группы: жирорастворимые и водорастворимые.

Жирорастворимые витамины. Жирорастворимые витамины — ретинол (витамин А), кальциферолы (группа витамина D), токоферолы (группа витамина Е), филлохиноны (группа витамина К).

Ретинол. Поступает в организм с растительной пищей в виде провитамина А — каротина, из которого и образуется активный витамин А в слизистой кишечника, печени, молочной железе.

Ретинол входит в состав зрительного пигмента родопсина (опсин + ретинол), обеспечивая зрительное восприятие. В тканях организма он стимулирует процессы синтеза, нормальное развитие мышц, слизистых оболочек, рост и развитие организма — потребность в ретиноле выше у молодняка животных. Витамин А называют еще витамином роста.

Каротин содержится в моркови, тыкве, рыбьем жире, печени, желтке яиц, масле. Потребность животных составляет 1,5 мг витамина А в сутки.

Кальциферолы. Целая группа витаминов. Поступают в организм с кормом в виде провитаминов — эргостерина, 7-дегидрохолестерина, переходят в активную форму в коже под действием ультрафиолетового излучения (УФИ). Эргокальциферол (D₂) стимулирует всасывание кальция и фосфора в кишечнике и почках, перенос кальция в костную ткань, отложение кальция и фосфора в костной ткани. Много кальциферолов в рыбьем жире, сливочном масле, печени и других кормах животного происхождения.

Токоферолы. Поступают в организм с пищей в активном состоянии. Обладают антиокислительными свойствами, участвуют в обмене белков, углеводов и жиров, поддерживают нормальные обменные процессы, стимулируют рост тканей эмбриона и плода, спермиогенез, устойчивость эритроцитов к гемолизу, трофические процессы в мышцах и сердце. Их много в растительном масле, ростках пшеницы.

Филлохиноны. Поступают в организм с зеленым кормом в активном состоянии. У взрослых животных синтезируются микроорганизмами желудочно-кишечного тракта. Они интенсивно задерживаются печенью и лимфатическими узлами. Филлохиноны включаются в процессы синтеза белка протромбина, через него участвуя в свертывании крови.

Водорастворимые витамины. Водорастворимые витамины — тиамин (витамин В₁), рибофлавин (витамин В₂), никотиновая кис-

лота (витамин РР), пиридоксин (витамин В₆), цианкобаламин (витамин В₁₂), аскорбиновая кислота (витамин С) и др.

В целом витамины группы В, и/у водорастворимые витамины, служат коферментами ферментов (исключение составляет витамин С), обеспечивающих обмен веществ, рост, нормальное состояние тканей, кожи и роговицы глаза, кроветворение.

Тиамин. Как кофермент включается в ферменты углеводного обмена. Поддерживает нормальное состояние нервной системы, рост и развитие организма. Содержится в пивных дрожжах, рисовых отрубях, овсе, бобах, яичном желтке и др. Суточная потребность в тиамине составляет 2...5 мг на 100 кг массы тела.

Рибофлавин. Кофермент ферментов, участвующих в обмене аминокислот, жирных кислот, углеводов, обеспечивает рост тканей, кроветворение. Он принимает участие в световом и цветовом зрении. Поступает в организм с мясом, мясными продуктами, молоком, яйцами, фруктами и овощами, растительными кормами. Суточная потребность в витамине составляет 3...5 мг на 100 кг массы тела.

Никотиновая кислота. Входит в состав окислительно-восстановительных ферментов и обеспечивает нормальное течение углеводного и белкового обмена, стимулирует рост организма, функцию желез внутренней секреции, обеспечивает клеточное дыхание. Никотиновая кислота содержится в зернах злаков, кормовых дрожжах.

Пиридоксин. Входит в состав ферментов белкового обмена, обеспечивающих дезаминирование и декарбоксилирование аминокислот, тем самым способствуя нормальному росту организма, деятельности центральной нервной системы, обмену веществ в коже; стимулирует кроветворение, обеспечивает нормальное течение беременности. Наилучший источник пиридоксина — кормовые и пивные дрожжи.

Цианкобаламин. Поступая в организм, образует комплекс с внутренним желудочным фактором кроветворения и стимулирует образование форменных элементов крови. Он включается в ферменты углеводного, жирового и белкового обмена. Обеспечивает синтез нуклеиновых кислот. Богатый источник витамина — белковые корма животного происхождения: рыбная, мясная, мясокостная мука и др.

Аскорбиновая кислота. Участвует в окислительно-восстановительных процессах. Обеспечивает нормальное состояние соединительной ткани, образование эндотелия кровеносных сосудов и нормальное функциональное состояние их, участвует в синтезе кортикостероидов — гормонов коры надпочечников, повышает сопротивляемость организма. Предшественник аскорбиновой кислоты в организме животных — глюконовая кислота, которая является продуктом окисления глюкозы. Образование ее

происходит в почках. У человека, обезьян, морских свинок образование глюкуроновой кислоты не происходит, так как в их организме нет соответствующего фермента окисления — гулона-лактона. Таким образом, в организме животных глюкоза активно превращается до аскорбиновой кислоты.

В значительных количествах аскорбиновая кислота содержится в ягодах черной смородины, шиповника, лимона. В сутки необходимо для нормальной жизнедеятельности до 50 мг на 100 кг массы тела.

Пантотеновая кислота (пангамовая кислота, фолиевая кислота, биотин, холин). Участвуют в обмене всех белков, жиров и углеводов, стимулируют рост, оптимальное структурно-функциональное состояние печени, кожи. Витамина много в дрожжах, печени, яичном желтке.

Фолиевая кислота. Включается в ферменты синтеза нуклеиновых кислот, белков, гемопоэза. Стимулирует рост животных, функции половых желез.

Витаминоподобные соединения и антивитамины. Наряду с витаминами есть витаминоподобные соединения и антивитамины.

Витаминоподобные соединения. Стимулируют все виды обмена веществ, рост и развитие человека и животных. К ним относят *биофлавоноиды, инозит, липовая кислота, оротовая кислота, карнитин, парааминобензойная кислота* и др.

Антивитамины. Находятся в конкурентных отношениях с витаминами: занимают их место в ферментах, переводя их в неактивную форму, или разрушают ферменты. Антивитаминами являются *овидин, дикумарол, овомукоид* и многие другие.

РЕГУЛЯЦИЯ ОБМЕНА БЕЛКОВ, ЖИРОВ, УГЛЕВОДОВ, МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ, ВИТАМИНОВ И ВОДЫ

Регуляция обмена белков, жиров и углеводов имеет свои особенности, заключающиеся в том, что превращение и использование этих веществ в организме характеризуется генетически обусловленной высокой устойчивостью. Любое изменение концентрации этих веществ в крови воспринимается рецепторами сосудов и тканей, информация с них поступает в нервный центр обмена веществ (нейроны гипоталамуса и других отделов ЦНС). В нервном центре формируется программа действия, которая поступает ко всем тканям и органам по нервным волокнам и с помощью гормонов. Через симпатические нервы и гормоны тироксин, кортизол, кортикостерон, адреналин, норадреналин, глюкагон обеспечиваются процессы катаболизма (распад жира, гликогена, белка, окисление их). Через парасимпатические нервы — анаболические процессы (отложение жира, гликогена и др.); подобное действие оказывают гормоны соматотропный, эстрогены, инсулин, пролактин и др.

Оптимальные для метаболизма концентрации минеральных веществ, воды и витаминов в крови и тканях поддерживают специальные механизмы регуляции, подобно таковым белков, жиров и углеводов.

ОБМЕН ЭНЕРГИИ

Жизнедеятельность каждой клетки организма, поддержание ее структурной организации обеспечивается благодаря непрерывному использованию энергии. Источником энергии для животных являются белки, жиры и углеводы корма: 1 г углеводов корма при окислении в организме выделяет 4,1 ккал (17,16 кДж), 1 г жиров — 9,3 ккал (38,94 кДж), 1 г белков — 4,1 ккал (17,16 кДж).

1 ккал определяется как количество теплоты, необходимое для того, чтобы повысить температуру 1 г воды на 1 °С. 1 ккал равна примерно 4,2 килоджоуля (кДж).

Обмен энергии включает в себя поступление энергии в организм, освобождение и превращение ее, распределение и использование в организме, рассеивание теплоты. Поступает энергия в организм в потенциальном виде в белках, жирах и углеводах. В процессе превращения белков, жиров и углеводов происходит освобождение энергии: часть в виде теплоты, другая часть используется для процессов синтеза, мышечной работы, продукции и др., но в конечном итоге и эта энергия также превращается в теплоту.

Освобождение, превращение, распределение и использование энергии. Освобождение энергии в организме происходит поэтапно. Вначале в пищеварительном аппарате при расщеплении белков, жиров и углеводов освобождается у моногастричных животных около 1 % этой энергии, а у жвачных — 7...10 %. Затем происходит превращение всосавшихся аминокислот, глюкозы, глицерина и жирных кислот путем окисления. При этом вначале в протоплазме клеток образуются три промежуточных продукта окисления: ацетилкоэнзим А (активная форма уксусной кислоты), альфа-кетоглutarовая кислота, щавелевоуксусная кислота, при этом освобождается примерно 30 % этой энергии. В дальнейшем при продолжающемся окислении образовавшихся трех продуктов в цикле трикарбоновых кислот (цикл Кребса) освобождаются остальные 70 % энергии, часть ее превращается в теплоту, а более 50 % переходит в АТФ. Энергия АТФ используется для обеспечения всех процессов в организме.

Превращение и распределение энергии веществ принятого животным корма (составляет валовую энергию корма, или общую энергию) происходит следующим образом. В результате превращения веществ основная часть энергии как энергия переваримых веществ всасывается и как энергия всосавшихся веществ (около

75 %) включается в обменные процессы в виде обменной энергии. Непереваренная часть питательных веществ и не всосавшиеся в кровь и лимфу вещества выводятся как энергия кала (около 25 %). У жвачных животных 7...16 % энергии переваримых веществ теряется с газами, которые образуются в рубце, как энергия газа. Часть энергии всосавшихся веществ в обменных процессах не участвует (например, мочевины) и удаляется с мочой — энергия мочи (7...8 %).

Обменная энергия используется для обеспечения процессов в тканях:

связанных с поддержанием жизнедеятельности организма в состоянии покоя и натошак (это энергия постоянных затрат или энергия основного обмена);

связанных с поиском, приемом и перевариванием корма, поддержанием температуры тела (это энергия переменных затрат);

связанных с физической и умственной деятельностью у человека или с использованием на образование продукции (яйцо, молоко и пр.) и физической деятельностью у животных (это энергия продукции).

Количество усваиваемой энергии (энергия переваренных и всосавшихся веществ) и обменной энергии в корме зависит как от его состава, так и от вида корма.

Определение количественных параметров обмена энергии. Для определения количественных параметров обмена энергии в организме используют методы прямой и непрямой калориметрии.

Метод прямой калориметрии — это непосредственное определение количества энергии в корме и рассеянного тепла с помощью физиологических калориметрических камер.

Метод непрямой калориметрии — это определение количества образованного и рассеянного тепла по количеству потребленного кислорода и соотношению его с выделенным диоксидом углерода. При этом определяют количество потребленного кислорода и количество выделенного диоксида углерода в единицу времени. Величина отношения объема выделенного диоксида углерода к объему потребленного кислорода называется **дыхательный коэффициент**. По дыхательному коэффициенту и количеству потребленного кислорода определяют количество освобожденной энергии.

Регуляция обмена энергии. Регуляция обмена энергии обеспечивается с рецепторов, которые воспринимают сдвиги генетически обусловленного энергетического баланса. Информация с рецепторов поступает в нервный центр обмена энергии (нейроны гипоталамуса и других отделов центральной нервной системы), где формируется программа действия, которая передается по нервным волокнам и с помощью гормонов ко всем тканям и органам организма. Она обеспечивает приспособление энергосубстратно-кофакторного соотношения, размеров освобождения

и использования энергии в тканях к потребностям органов. Основную нагрузку несет симпатическая иннервация, которая повышает образование и использование энергии; парасимпатическая иннервация активирует образование АТФ; гормоны тироксин, трийодтиронин, катехоламины повышают энергетический обмен, глюкокартикоиды угнетают его. Повышение использования энергии вызывают половые гормоны.

ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ (ТЕПЛООБРАЗОВАНИЕ И ТЕПЛООТДАЧА)

Температура тела. Один из важнейших факторов, необходимых для обмена веществ, и ведущий фактор, обеспечивающий нормальный уровень тканевых процессов, — это температура тела. Она является фактором, определяющим скорость химических реакций и активность ферментов. Температура тела человека и животных поддерживается на постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды: у человека около 36,5 °С, у разных видов млекопитающих в пределах 37,5...40,0 °С, а у птиц — 40,5...43,0 °С. Такая температура оптимальна для ферментативных процессов в тканях.

Температура тела на постоянном уровне поддерживается за счет определенных для различных условий соотношений двух процессов: теплопродукции и теплоотдачи.

Теплопродукция. Это образование теплоты в организме, происходящее непрерывно в процессе обмена веществ и энергии. В организме три источника теплоты. Это теплота, образующаяся: 1) при постоянных затратах энергии; 2) при переменных затратах энергии и 3) при затратах на синтез продукции. Наибольшее количество теплоты образуется в органах с интенсивным обменом веществ и большой массой — печени и мышцах. При мышечной работе химическая энергия только на треть переходит в механическую работу, остальные две трети переходят в теплоту.

Теплопродукция может увеличиваться в 3...5 раз за счет активации ферментных окислительных реакций (несократительный термогенез) и терморегуляционной активности мышц (сократительный термогенез). За счет повышения тонуса мышц при необходимости значительно увеличивается образование теплоты.

Теплоотдача. Это отдача теплоты в окружающую среду. Она происходит в основном четырьмя путями: теплоизлучением, конвекцией, теплопроводением и испарением жидкости с поверхности кожи (пота), слизистой оболочки дыхательных путей, языка. Большое количество теплоты теряется с мочой и калом.

Теплоизлучение сводится к отдаче теплоты путем инфракрасного излучения. **Конвекция** — это переход теплоты с

поверхности кожи в поток воздуха. Теплопроводение — это отдача теплоты предметам, соприкасающимся с телом. Факторы, определяющие размеры отдачи теплоты, следующие: величина разницы температур кожи и окружающей среды, теплопроводность, движение воздуха, размеры поверхности тела. Теплопроводение и теплоизлучение тем выше, чем больше разность между величинами температуры кожи и температуры окружающей среды. Если разность температур равна 0°C , то отдача теплоты путем теплопроводения и теплоизлучения прекращается.

Испарение — это отдача теплоты с потом и выдыхаемым воздухом. На испарение 1 мл пота затрачивается 0,58 ккал. Испарение является единственным путем отдачи теплоты при температуре окружающей среды, равной или незначительно меньшей температуры тела. Степень испарения зависит от температуры окружающей среды и влажности воздуха. Чем выше температура окружающей среды и меньше влажность воздуха, тем больше испарение, и наоборот. Потоотделение происходит и в связи с физическим напряжением. Отдача теплоты при потоотделении у разных видов животных различна и зависит от степени развития и количества потовых желез; хорошо развиты они у лошади.

У животных имеются и механизмы, препятствующие чрезмерному рассеиванию теплоты с кожи, — волосяной покров, перья, подкожный жировой слой и регуляторные механизмы, обеспечивающие приспособительные изменения их состояния.

Температура окружающей среды, при которой животное не испытывает ни тепла, ни холода, называется *комфортной*. Для разных животных она различна и в среднем находится в пределах от 14 до 25°C . Однако для молодняка, особенно поросят и цыплят, она выше — $30\ldots 35^{\circ}\text{C}$, а для телят ниже — $5\ldots 16^{\circ}\text{C}$.

РЕГУЛЯЦИЯ ТЕПЛООБРАЗОВАНИЯ И ТЕПЛООТДАЧИ

В комфортных (термонеutralных) условиях тепловой баланс не нуждается в коррекции. Деятельность механизмов поддержания оптимальной температуры тела проявляется при появлении тенденции к снижению или повышению температуры тела в связи с понижением или повышением температуры окружающей среды и недостаточностью или избытком теплопродукции и теплоотдачи. При этом возбуждаются терморцепторы гипоталамуса, сосудов и тканей, терморцепторы кожи. Информация с них поступает в нервный центр (совокупность нейронов гипоталамуса, спинного, продолговатого и среднего мозга, ретикулярной формации, коры больших полушарий), где формируется программа действий, которая поступает к органам теплообразования или теп-

лоотдачи. Они осуществляют свою деятельность, обеспечивая постоянство температуры тела.

При понижении температуры окружающей среды через симпатическую иннервацию и увеличение выработки тироксина, адреналина, кортикостероидов обеспечивается сначала повышение окисления углеводов, жиров и белков, возрастание теплопродукции в печени, повышение тонуса скелетных мышц; при значительной холодовой нагрузке могут появиться непроизвольные сокращения скелетных мышц — дрожание, что ведет к повышению теплообразования. Одновременно происходит сужение кровеносных сосудов кожи, а значит, и понижение ее температуры, уменьшение величины разницы температур кожи и воздуха и соответственно снижение потери теплоты теплопроводением и теплоизлучением. Включаются дополнительные механизмы терморегуляции — уменьшения поверхности тела (животное подбирает конечности, изгибает позвоночник), поднятия волос (создается неподвижный слой воздуха на поверхности тела).

При повышении температуры окружающей среды и при повышенном образовании теплоты из-за температурной рецепции в нервном центре формируется программа, которая обеспечивает противоположные приспособительные реакции, изменения деятельности органов, а также усиление функции потовых желез, учащение дыхания.

Глава XV СИСТЕМА ВЫДЕЛЕНИЯ



В процессе обмена веществ образуются конечные продукты, которые поступают в кровь. Часть этих веществ используется вновь в обменных процессах, другие удаляются из организма. Через легкие из организма выводятся диоксид углерода, вода и некоторые летучие вещества. Некоторые конечные продукты обмена и соли выделяются пищеварительными железами. Кожа, ее потовые железы выделяют воду, соли, ряд органических веществ. Органы, выводящие из организма конечные продукты обмена и чужеродные вещества, и механизмы регуляции их деятельности образуют *систему выделения*. Основную роль в выведении из организма конечных продуктов обмена и чужеродных веществ выполняют почки с мочевыводящими путями.

ПОЧКИ И МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Почки и мочевыводящие пути составляют единую структурно-функциональную систему (рис. 50).

ПОЧКИ

Почки — парные сосудистые паренхиматозные органы, лежащие в поясничной области с обеих сторон позвоночника. У большинства видов животных и человека они имеют бобовидную форму. Почки покрыты снаружи капсулой, под которой различают два слоя — корковый и мозговой. В углублении почки располагается почечная лоханка, ее суженный конец переходит в мочеточник, впадающий в мочевой пузырь. От мочевого пузыря отходит мочеиспускательный канал со сфинктерами.

Паренхима почек состоит из отдельных структурно-физиологических единиц почек — **нефронов** (см. рис. 51). Общее число нефронов в почках разных видов животных колеблется от 1,0 до 5,5 млн.

Нефрон. Состоит из почечного тельца (сосудистый клубочек, покрытый двуслойной капсулой с полостью между стенками) и извитого канальца (состоит из трех сегментов) (см. рис. 51).

Извитые канальцы нефронов впадают в собирательные трубочки, которые, сливаясь друг с другом, образуют сосочковые протоки, впадающие в полость почечных чашечек. Они, объединяясь, открываются в просвет почечной лоханки. Из лоханки начинается мочеточник.

Почки обеспечивают выделение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена веществ, избытка внеклеточной воды и минеральных веществ, поддержание кислотно-щелочного равновесия в крови, обезвреживание и выделение из организма токсических продуктов, поддержание оптимальных артериального давления и количества форменных элемен-

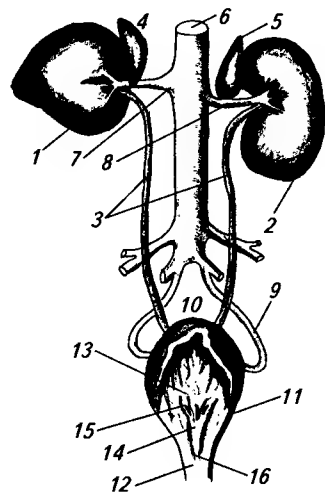


Рис. 50. Почки и мочевыводящие пути лошади:

1 — правая почка; 2 — левая почка; 3 — мочеточник; 4, 5 — правый и левый надпочечники; 6 — аорта; 7, 8 — почечные артерии; 9 — пулочная артерия; 10, 11 и 12 — вскрытый мочевой пузырь (10 — вершина, 11 — тело, 12 — шейка); 13 — мочеточниковые валики; 14 — пузырный треугольник; 15 — отверстие мочеточников; 16 — мочеиспускательная складка (гребень)

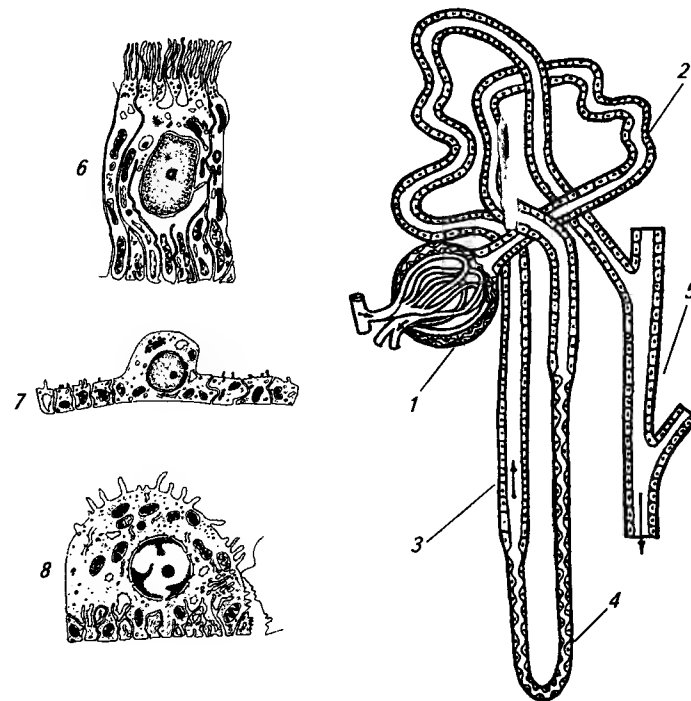


Рис. 51. Схема строения нефрона:

1 — клубочек; 2 — проксимальный извитой каналец; 3 — дистальный извитой каналец; 4 — тонкий сегмент извитого канальца; 5 — собирательная трубка; 6 — схема структуры клетки проксимального отдела канальца; 7 — схема структуры клетки тонкого отдела канальца; 8 — схема структуры клетки собирательной трубки

тов крови и др. Почки поддерживают постоянство внутренней среды организма, играют большую роль в метаболизме.

В каждом нефроне совершается ряд процессов: фильтрация в почечном тельце, реабсорбция, секреция, синтез и превращение веществ в канальцах. Все процессы осуществляются благодаря кровотоку через сосуды почек. Сочетание указанных процессов позволяет почкам выполнять свои роли.

Фильтрация. Происходит в почечных тельцах. В полость почечной капсулы из крови, протекающей через капилляры клубочков, проходят жидкая часть крови и растворимые в ней вещества, размеры молекулы которых не превышают 100 мкм. Фильтруются вода и растворенные в плазме крови нелетучие продукты обмена веществ, неорганические и низкомолекулярные органические вещества (белки и жиры не фильтруются), чужеродные вещества. Основной фактор, обеспечивающий фильтрацию, —

это величина разницы между гидростатическим (за минусом онкотического — 30 мм рт. ст.) давлением крови в капиллярах клубочка (70 мм рт. ст.) и гидростатическим давлением в полости капсулы (20 мм рт. ст.). Фильтрационная фракция почечного плазматочка составляет 11...24 %. В сутки у крупного рогатого скота образуется более 500 л фильтрата — первичной мочи, у человека — около 150...170 л, через почки же в течение суток проходит соответственно более 5000 л и до 1700 л крови, у крупных животных 360...400 мл в минуту, у животных средних размеров — 70...120 мл.

Реабсорбция (или обратное всасывание). Происходит в канальцах и собирательных трубках. Обратно в кровь из фильтрата всасываются почти все аминокислоты, глюкоза, низкомолекулярные белки, значительная часть витаминов, натрия, калия, кальция, хлор и другие вещества. Конечные продукты обмена белка: мочевины — мочевины кислоты, аммиак — обратно почти не всасываются. Всасывание большей части веществ осуществляется активно с помощью переносчиков-ферментов, небольшая часть всасывается пассивно, путем диффузии.

В *проксимальных сегментах канальцев* происходит обязательное (83 %) активное всасывание с помощью переносчиков-ферментов и пассивное, путем диффузии. Активно всасываются глюкоза, аминокислоты, значительная часть минеральных веществ, вода в канальцах. В *тонких сегментах канальцев* действует поворотноточный механизм; в нисходящем колене всасывается вода, в восходящем колене натрия и другие минеральные вещества. В *дистальных сегментах канальцев* осуществляется факультативная (0...17 %) реабсорбция, т. е. вода и минеральные вещества могут всасываться в той или иной степени в зависимости от потребности организма.

Секреция. В канальцах осуществляется и секреторный процесс. В просвет канальцев секреторно выводятся активно нелетучие продукты обмена — мочевины, мочевины кислоты, креатинин и др., чужеродные вещества — пенициллин и др.

Превращение и синтез. В клетках канальцев происходят процессы превращения белков, жиров и углеводов, некоторых серо- и фосфорсодержащих соединений, от которых отщепляются сульфаты и фосфаты; синтез парных соединений (из бензойной кислоты и гликокола — гиппуровой кислоты), биологически активных веществ (ренин, эритро-, лейкоцито- и тромбоцитопоэтины, медуллин и др.).

В результате почечных процессов почки выполняют вышеперечисленные роли, связанные с поддержанием гомеостаза и образованием мочи (диурез).

Моча. Это жидкий экскрет. В сутки у овец и коз выделяется 0,5...1,5 л мочи, у крупного рогатого скота — 6,0...20,0, у лошадей — 6...11, у свиней — 2...6, у человека — 1,5...2,5 л, у птиц — 27...70 мл/кг. Она содержит различные конечные продукты белко-

вого, углеводного, жирового, минерального, витаминного и других обменов, подлежащие удалению из организма. Цвет мочи желтый за счет пигмента уробилина. Она обладает характерным запахом.

Регуляция деятельности почек. Приспособление деятельности почек в поддержании внутренней среды организма осуществляется с помощью рецепторов, расположенных по лимфатическому и кровеносному руслу, рецепторов предсердий, каротидного синуса, сосудов конечностей. Рецепторы воспринимают любое изменение содержания продуктов обмена веществ, и присутствие чужеродных веществ, и изменение постоянства внутренней среды. Информация с них поступает в нервный центр (объединение нейронов гипоталамуса, ретикулярной формации и других отделов центральной нервной системы), где формируется программа действия. Она поступает по эфферентному звену в виде стимулирующих или тормозящих влияний к нефронам почек, вызывая приспособительные изменения почечных процессов.

Через симпатические нервы осуществляются влияния, вызывающие сужение сосудов почек, уменьшение фильтрации, увеличение секреции, повышение реабсорбции воды, натрия, глюкозы и других веществ; через парасимпатические нервы — увеличивающие кровоток, фильтрацию, секрецию, уменьшающие реабсорбцию; через увеличение антидиуретического гормона (АДГ) в крови — ведущие к повышению реабсорбции воды из извитых канальцев, экскреции почками калия, кальция и магния; через повышение альдостерона в крови — вызывающие увеличение выведения кислых продуктов обмена белков; через катехоламины — увеличение выведения конечных продуктов обмена белков; через паратгормон и тиреокальцитонин поддерживается необходимое соотношение между катионами и анионами, обеспечивая соответствующий почечный процесс.

МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ. АППАРАТ МОЧЕИСПУСКАНИЯ

Образующаяся моча из сосочков поступает в чашечки, заполняя их. При сокращении чашечек она перемещается и скапливается в лоханке, а оттуда, при сокращении ее, поступает по мочеточникам в мочевой пузырь. При наполнении мочевого пузыря периодически происходит рефлекторно его опорожнение через мочеиспускательный канал. Опорожнение мочевого пузыря от накопившейся мочи называется *мочеиспусканием*.

Мочеиспускание — это сложный физиологический процесс, выражающийся в согласованной деятельности мышц стенки мочевого пузыря, внутреннего и наружного сфинктеров мочеиспускательного канала и мышц брюшного пресса, аппарата мочеиспускания.

Емкость мочевого пузыря у разных видов животных различна (у овец и коз — 100...300 мл, крупного рогатого скота — 500...1800, лошади — 1200...2000, 200...500 мл), зависит от тонуса стенки.

По мере наполнения мочевого пузыря мочой происходит его растяжение, повышается тонус стенки. При достижении критической степени растяжения пузыря (80 мм рт. ст.) возбуждаются барорецепторы, обильно представленные в его стенке, информация с них поступает в нервный центр мочеиспускания (совокупность нейронов пояснично-крестцовой области спинного мозга, варолиева моста, среднего мозга, гипоталамуса, таламуса и коры больших полушарий), где формируется программа действия, которая поступает через парасимпатические нервы (тазовый н.) к мышцам мочевого пузыря, вызывая их сокращение, через срамной нерв, вызывая расслабление наружного сфинктера мочеиспускательного канала, одновременно тормозится поток импульсов по симпатическим нервам и расслабляется внутренний сфинктер мочеиспускательного канала. Сокращаются и мышцы брюшной стенки.

Животное совершает свойственное ему ритуальное поведение и производит акт мочеиспускания. Количество их в сутки у разных животных различно: 4...5 у мелкого рогатого скота, 8...10 у крупного рогатого скота, 5...8 у лошадей, 7...10 у свиней.

Глава XVI

РАЗМНОЖЕНИЕ. РАЗВИТИЕ ЖИВОТНЫХ ПОСЛЕ РОЖДЕНИЯ

Организм животных не только поддерживает свое существование, но и производит себе подобных путем размножения.

Воспроизведение (размножение, репродукция) — это совокупность физиологических процессов, обеспечивающих воспроизводство себе подобных организмов, сохранение и продолжение вида. Новый организм развивается из оплодотворенного яйца — зиготы, образовавшейся путем слияния женской половой клетки — яйцеклетки и мужской половой клетки — спермия. Воспроизведение может осуществляться с момента полового созревания — половой зрелости — до такой стадии старения, когда репродуктивная функция угасает (наступает климакс).

Половая зрелость — физиологическая степень созревания организмов, при которой возможно воспроизведение потомства. Возраст наступления половой зрелости у крупного рогатого скота 8...10 мес, овцы — 6...8, свиньи — 6...8, лошади — 18, собаки — 5...6 мес; у юношей — 14...18 лет, у девушек — 13...

16 лет. Половая зрелость проявляется у мужских особей началом образования спермиев, а у женских особей — созреванием яйцеклеток.

Деятельность половых органов поддерживается у крупного рогатого скота до 14...17 лет, овец — 8...10, свиней — 7...10, лошадей — 25...30 лет; у мужчин — до 60...70 лет, а у женщин — 45...50 лет.

ФИЗИОЛОГИЯ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

В мужскую половую систему входят: парные семенники, придатки семенников, спермиопроводы, мочеполовой канал, придаточные половые железы, половой член и препуций, семенниковый мешок и механизмы регуляции их деятельности (рис. 52).

Семенники — парные органы овальной формы. В семеннике располагаются канальцы, в которых имеется сперматогенный эпителий. Основным процессом семенников является спермиогенез (рис. 53), т. е. образование мужских половых клеток — спермиев.

Спермии развиваются в извитых канальцах семенника из сперматогоний зародышевого эпителия канальцев. Сперматогонии растут и размножаются путем простого клеточного деления (митоз), а затем редукционного деления (мейоз). Вначале в результате митоза из сперматогоний образуются сперматоциты 1-го порядка, которые покидают слой сперматогоний и располагаются ближе к

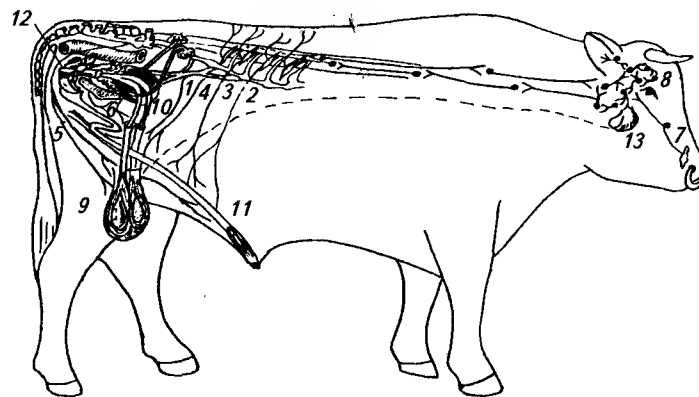


Рис. 52. Мужская половая система: обеспечивает образование спермиев, формирование половых мотиваций, половое ритуальное поведение, половое взаимодействие, выведение спермы:

1 — внутренний семенной нерв; 2 — подвздошно-подчревный нерв; 3 — подвздошно-паховый нерв; 4 — наружный семенной нерв; 5 — ветвь срамного нерва; 6 — ветви тазового сплетения; 7 — обонятельные рецепторы; 8 — половой нервный центр; 9 — семенники; 10 — спермиопроводы; 11 — половой член; 12 — придаточные половые железы; 13 — гипофиз

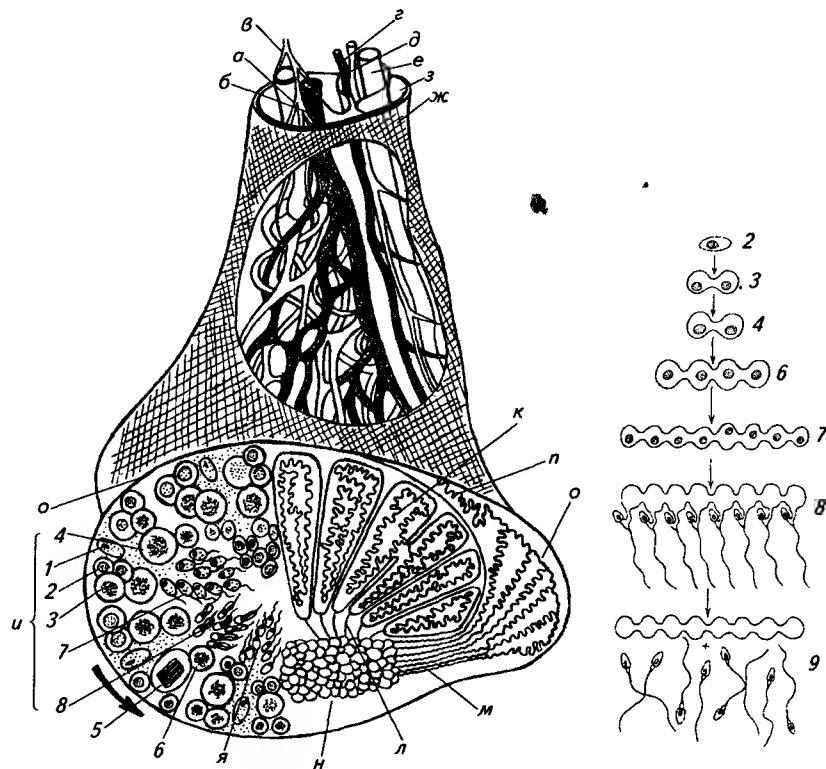


Рис. 53. Строение семенника и придатка семенника жеребца. Схема спермиогенеза. Прямая стадия развития спермиев представлена внутри семенника слева направо (показано стрелкой) и схематично (справа от рисунка):

а — внутренняя семенная артерия; б — внутренняя семенная вена; в — внутренний семенной нерв; г — семяпроводная вена; д — семяпроводная артерия; е — семяпровод; ж — влагалищная оболочка; з — семенной канатик; и — семенник; к — извитые канальцы; л — прямые канальцы; м — выносящие канальцы; н — головка придатка; о — тело придатка; п — хвост придатка. 1 — клетки Сертоли; 2 — сперматогонии; 3 — сперматогонии в стадии митоза; 4 — сперматоциты 1-го порядка; 5 — сперматоцит 1-го порядка в стадии митоза; 6 — сперматоцит 2-го порядка; 7 — сперматиды; 8 — дифференцирующиеся сперматиды; 9 — зрелые спермии

просвету канальцев. Далее следует мейозное деление с образованием из одного двух сперматоцитов 2-го порядка, характерной особенностью которых является гаплоидный набор хромосом: у свиней — 19, овец — 27, крупного рогатого скота — 30, лошадей — 32, человека — 23. После короткого периода покоя сперматоциты 2-го порядка путем редукционного деления превращаются в сперматиды. Сперматиды после ряда превращений изменяют свою форму и превращаются в спермии. Сформировавшиеся спермии

продуцируют фермент гиалуронидазу, обеспечивающую отделение созревших спермиев. Спермии продвигаются в просвет канальца, приобретают подвижность в слабощелочной среде и поступают в извитой канал придатка семенника.

Продолжительность развития спермиев (спермиогенез) у быка составляет 53 сут, барана — 48, жеребца — 42, хряка — 34, верблюда — 56, кобеля — 56, кролика — 41, петуха — 25 сут; у мужчины — 72—74 сут.

В придатке семенника спермии завершают свое структурно-функциональное формирование, созревая г. Спермии перемещаются по придатку семенника примерно за 1 сут. В придатке, среде специфической, создаваемой секретом желез канала придатка, они находятся в анабиотическом состоянии и могут сохранять оплодотворяющую способность 2...3 мес. При отсутствии эякуляции спермии в придатке семенника стареют и лизируются, пожираются находящимися там спермиофагами. Спермии составляют около 40 % общего объема придатка. У быка в придатке 40...60 млрд спермиев. Созревшие спермии способны к оплодотворению.

Спермий имеет малые размеры и состоит из головки, шейки, тела и хвоста (рис. 54). Ядро и небольшой слой цитоплазмы сконцентрированы в головке. Ядро занимает почти всю головку. В цитоплазме шейки находится centrosoma (осевая нить) и АТФ. Хвостовая часть служит для передвижения. Весь спермий покрыт клеточной мембраной. Спермий энергично двигается, используя АТФ. Движения спермиев прямолинейные; им свойственно направление против тока жидкости — реотаксис. Спермии несут отрицательный электрический заряд. Переживаемость спермиев очень высокая. В средних половых путях спермии живут у коровы 36 ч, кобылы — 5...6 сут; у женщины — до 48 ч.

При совокуплении мужской и женской особей половой член вводится во влагалище (у свиней частично и в шейку матки). Совокупление завершается выделением мужской особью во влагалище или в матку (у свиней и лошадей) спермиев с секретами придаточных половых желез (предстательной, парных пузырьковидных

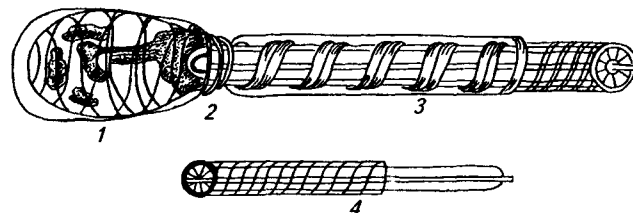


Рис. 54. Строение спермия:

1 — головка; 2 — шейка; 3 — тело; 4 — хвост

и луковичных, множественных уретральных) — спермы. Выделенная сперма называется *эякулятом*. Выделение эякулята называется *эякуляцией* (осеменение).

За одну эякуляцию бык выделяет 1...5 мл спермы (1...1,5 млрд спермиев в 1 мл спермы); баран — 1...5 мл (2...5 млрд/мл); жеребец — 40...200 мл (100...150 млн/мл); хряк — 200...500 мл (150...210 млн/мл). Мужчина выделяет 2...5 мл спермы (60...100 млн спермиев в 1 мл спермы).

Эякуляция продолжается у жеребца 1...3 мин, у хряка — 7...8 мин, а у жвачных — 2...10 с.

Спермиогенез, определенное ритуальное половое поведение, половое влечение (либидо). Начинаются с созреванием семенников и их придатков, становлением секреции ими гормонов андрогенов. Критерием созревания (половой зрелости) служит появление вторичных половых признаков — форма рогов у рогатого скота, ритуальное половое поведение, способность к половому акту и выделение спермы (спермиев). С этого момента нарастает образование фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, андрогенов (тестостерона) и повышается их концентрация в крови.

Регуляция спермиогенеза. Тестостерон оказывает действие на половой центр (нейроны переднего отдела гипоталамуса), приводя его к циклической и тонической деятельности и к формированию программы действия. Она поступает к семенникам и придаткам по внутренним семенным нервам и в виде фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, обеспечивая спермиогенез. Спермиогенез происходит постоянно. Образование спермиев определяется уровнем активности полового центра и соответственно содержанием указанных гормонов в крови.

Рецепторы, расположенные в извитых канальцах семенников и канале придатка, воспринимают отклонения количества спермиев от определенного программой действия, возникающие в связи с выведением их при совокуплении. Информация поступает в половой центр, повышается тонус его нейронов, ответственных за уровень образования спермиев, как следствие увеличивается образование соответствующих гормонов, а в конечном счете и образование спермиев. На процесс образования спермиев влияет также общение самца с самкой, т. е. условно-рефлекторные реакции.

Регуляция ритуального полового поведения, полового влечения. Половые поведенческие реакции у различных видов животных отличаются. У крупных сельскохозяйственных животных они заключаются в обнюхивании, преследовании самки, поднимании головы и верхней губы, расширении ноздрей, эрекции (напряжении) полового члена, связанной с наполнением кровью пещеристых тел и кавернозного тела головки, садке на самку, обхватывании ее пере-

дними конечностями, введении полового члена во влагалище самки, сопровождающееся характерными движениями крупы (совокупление).

Определенное ритуальное половое поведение, половое влечение обусловлены в первую очередь накоплением в крови андрогенов (тестостерона). Важное значение принадлежит влиянию специальных внешних раздражителей (вид особи противоположного пола, обонятельные, слуховые, тактильные раздражители, действующие при контакте) через рецепторы обоняния, зрения, слуха. Сильное возбуждающее действие оказывает запах мочи, секретов половых желез самки при половом возбуждении. Информация, поступающая в половой центр, формирует программу действия, которая по соответствующим нервам поступает к мышцам и вызывает двигательные половые ритуальные реакции, сердечно-сосудистой системе, системе дыхания и вызывает изменение их деятельности, направленное на обеспечение соматических реакций.

Регуляция выделения спермиев и секретов придаточных половых желез — спермы. Введение полового члена во влагалище и его движения при совокуплении вызывают раздражение специальных механорецепторов, расположенных на головке полового члена и на самом члене. Информация с рецепторов по афферентным нервным волокнам срамного, наружного семенного, подвздошно-пахового и подвздошно-подчревного нервов поступает в нервный центр эякуляции (совокупность нейронов в пояснично-крестцовой части спинного мозга и других отделах центральной нервной системы), вызывая в нем формирование программы действия. Она по нервным волокнам внутреннего семенного, тазового и других нервов половых органов поступает к каналу придатка, спермиопроводу, к придаточным половым железам, мочеполовому каналу, обеспечивая согласованность их перистальтических и тонических движений. Происходит выведение определенного количества спермы.

ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Женская половая система состоит из парных яичников, яйцепроводов и матки (рога, тело, шейка), влагалища, преддверия влагалища, клитора, половых губ, механизмов регуляции их деятельности (рис. 55).

Яичники — парные органы. Состоят из соединительнотканного остова и паренхимы, покрыты белочной оболочкой, поверхность которой выстлана зачатковым эпителием (рис. 56). Он прилегает непосредственно к корковому слою яичника, составляющему основную их массу. Основными процессами яичников являются процессы развития фолликулов и яйцеклеток — женских половых клеток.

Развитие фолликулов называется *фолликулогенез*, а яйцеклеток — *оогенез*. В процессе эмбриогенеза в женском организме, в яичниках, закладывается около 40 тыс. первичных половых клеток — оогоний. Их размножение к моменту рождения прекращается, и они превращаются в ооциты 1-го порядка.

К моменту полового созревания женской особи корковый слой яичников составляют рыхлая соединительнотканная основа и большое количество различных по размерам и фазам роста первичных и развивающихся фолликулов (яйцевой пузырек), включающих предшественники яйцеклетки — ооциты 1-го порядка. Развитие фолликулов и яйцеклеток — *фолликулооогенез* в яичниках у половозрелой особи происходит циклами.

Совокупность процессов созревания фолликула и яйцеклетки, овуляции, развития желтого тела в яичнике, обусловленная повышением активности полового нервного центра и сопровождающаяся связанными с ней структурно-функциональными изменениями яйцепроводов, матки, влагалища, формированием половой доминанты, проявлением полового возбуждения, половой охоты, полового успокоения, называется *половым циклом*. Каждый поло-

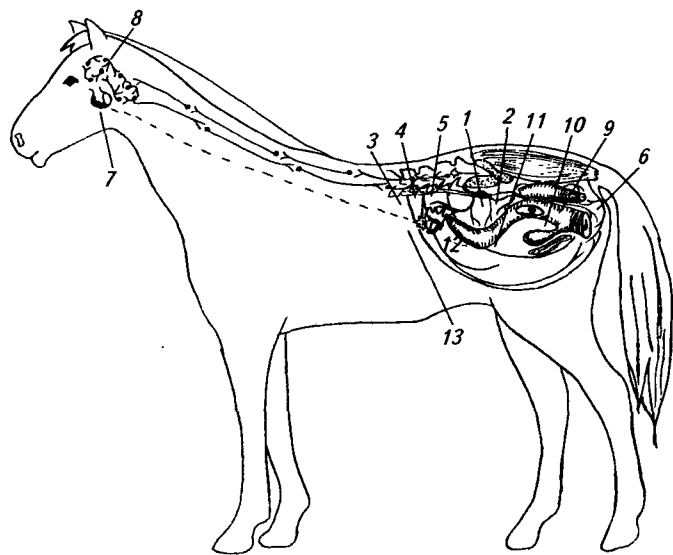


Рис. 55. Женская половая система: обеспечивает развитие яйцеклетки, формирование половых мотиваций, половое ритуальное поведение, половое взаимодействие и оплодотворение:

1 — ветви каудального брыжеечного сплетения; 2 — ветви тазового сплетения; 3 — подвздошно-подчревный нерв; 4 — подвздошно-паховый нерв; 5 — наружный семенной нерв; 6 — срамной нерв; 7 — гипофиз; 8 — половой нервный центр; 9 — влагалище; 10 — шейка матки; 11 — рог матки; 12 — яйцепровод; 13 — яичник

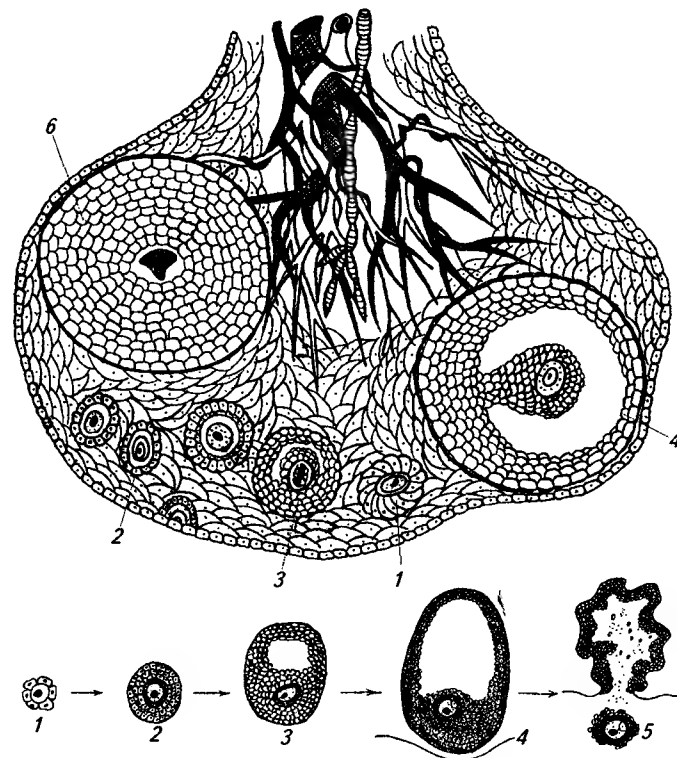


Рис. 56. Яичник коровы (развитие фолликула и яйцеклетки):

1 — примордиальный фолликул; 2 — развивающийся фолликул; 3 — антральный фолликул (ооцит 1-го порядка); 4 — большой антральный фолликул (ооцит 2-го порядка и 1-е полярное тельце); 5 — ооцит 2-го порядка; 6 — желтое тело

вой цикл у коровы составляет 18...22 сут, овцы — 14...19, свиньи и кобылы — 20...21 сут; у женщины — 28...29 сут.

В яичниках развиваются один, редко больше фолликулов и соответственно одна или несколько яйцеклеток (у свиней одновременно развивается от 18...20 до 40 фолликулов). По мере развития фолликула и яйцеклетки фолликулярный эпителий разрастается, в нем образуется полость, где скапливается фолликулярная жидкость. Развивающийся фолликул увеличивается, формируется фолликул с большой полостью — Граафов пузырек. Развивающийся ооцит в фолликуле вначале располагается в центре, позже оказывается на дне, на яйценосном бугорке.

Одновременно с развитием фолликула ооцит 1-го порядка делится, образуя ооцит 2-го порядка и первое редуцированное тель-

це. В созревшей фолликуле вокруг ооцита 2-го порядка располагается слой фолликулярного эпителия, называемый *лучистым венцом*. С завершением развития фолликула происходит овуляция. О в у л я ц и я — это разрыв созревшего фолликула (Граафова пузырька) и выход ооцита 2-го порядка. Она происходит регулярно, например у кобылы через каждые 18...22 сут. Созревает обычно один фолликул поочередно то в одном, то в другом яичнике.

После овуляции яйцеклетка поступает в яйцепровод, при условии взаимодействия со спермиями ооцит 2-го порядка вновь делится с образованием зрелой яйцеклетки и второго редуцированного тельца. В течение всей жизни, например у женщины, в среднем созревает 400 яйцеклеток.

В яичнике на месте лопнувшего фолликула развивается желтое тело. Время развития фолликула составляет 7...9 сут (максимум его развития, например у коров, к 12...14 сут), желтого тела — 8...12 сут. Если оплодотворение не происходит, то желтое тело редуцируется. С начала рассасывания его начинается новый цикл интенсивного развития новых фолликулов и яйцеклеток, продолжающийся 7...12 сут.

Созревание фолликула и яйцеклетки в яичнике сопровождается внешними проявлениями — течкой, половым возбуждением, половой охотой, половым успокоением.

Течка — выделение слизи из половых органов как следствие морфологических и физиологических изменений в матке, вызванных повышением уровня эстрогенов в крови. Она продолжается до 5 сут и более.

Половое возбуждение — характерное для каждого вида самок поведение, связанное с завершением формирования под действием нарастающего количества эстрогенов половой доминанты. Самка начинает проявлять «интерес» к самцу, вспрыгивает на него или на других самок, позволяет вспрыгивать на себя другим самкам, но садку самца на себя не допускает. Половое возбуждение начинает проявляться примерно через сутки или позже после начала течки и продолжается до 5 сут и более.

Половая охота — своеобразное половое поведение. Проявляется как стремление приблизиться к самцу, принятие самкой позы неподвижности при общении с самцом, необходимой для совоупления; самка допускает садку самца. Охота проявляется через 1...4 сут и более с начала полового возбуждения и продолжается от 10...23 ч (у коров) до 2...12 сут (у кобыл). Через 10...15 ч (у коров) после охоты или в период яркого проявления охоты (у кобыл) происходит овуляция.

Половое успокоение проявляется в исчезновении всех признаков течки и полового возбуждения.

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ФОЛЛИКУЛО- И ОВОГЕНЕЗА

Фолликуло- и овогенез начинаются с созревания яичников, развития секреции ими гормонов эстрогенов, специфического действия этих гормонов на половой центр. Внешним проявлением созревания (половой зрелости) служит появление вторичных половых признаков — форма рогов у рогатого скота, вымя, ритуальное половое поведение, поиск полового партнера.

В начальной стадии рост фолликулов регулирует система организаторов, находящихся в самих яичниках. По мере развития фолликула в нем нарастает образование эстрогенов, которые поступают в кровь, оказывают действие на половой центр (нейроны переднего отдела гипоталамуса) и приводят его к циклической и тонической деятельности. Сформированная программа действия с этого момента определяет развитие фолликулов и ооцитов в яичниках через увеличение образования фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов (через фолли- и люлиберины гипоталамуса), повышение их концентрации в крови.

Тонический отдел полового центра обеспечивает выделение в кровь определенного количества лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов, достаточного для развития в яичниках фолликулов до овуляции. Перед овуляцией временно включается циклический отдел полового центра, нейроны которого вырабатывают количество люлиберина и фоллилиберина, необходимое для того, чтобы вызвать «овуляторный (большой) выброс» лютеинизирующего гормона из гипофиза. Резкий подъем концентрации лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов в крови индуцирует разрыв созревших фолликулов, освобождение ооцитов 2-го порядка и выход их в яйцепровод — овуляцию, а также формирование желтого тела.

Перед овуляцией в развивающихся фолликулах достигает максимальной интенсивности образование эстрогенов, которые поступают в кровь и «включают» циклический отдел полового центра. После овуляции резко уменьшаются образование эстрогенов в яичниках и концентрация их в крови. На месте разорвавшегося фолликула в яичнике развивается желтое тело, которое начинает продуцировать гормон прогестерон, обеспечивающий развитие желтого тела.

Если не происходит оплодотворения, не развивается беременность, развитие желтого тела не поддерживается и оно подвергается обратному развитию. Вновь начинает проявляться влияние тонического отдела полового центра, повышается концентрация в крови фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, начинается развитие нового фолликула и новой яйцеклетки.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение — это физиологический процесс взаимодействия, слияния яйцеклетки и спермия с образованием новой клетки — зиготы. Процесс оплодотворения может осуществиться только в первые 6...10 ч после овуляции, т. е. в течение этого промежуток времени яйцеклетка способна к оплодотворению; через 6...10 ч после овуляции она гибнет.

Оплодотворению предшествует спаривание. Половым актом осуществляется осеменение, тип которого различен у разных видов животных: влагалищный (сперма изливается во влагалище — у жвачных), маточный (сперма изливается непосредственно в матку — у свиней или в начале во влагалище и затем проталкивается в матку — у лошадей и собак).

Яйцеклетка и спермий специализированы для слияния. Они сливаются только между собой, но не с другими клетками организма. С яйцеклеткой сливается только один спермий.

Оплодотворение происходит за короткое время, в верхней трети яйцепровода, где спермии встречают яйцеклетку. Продвижение спермиев в половых путях самки осуществляется за счет собственных движений, сокращений матки и яйцепроводов. Яйцеклетка после овуляции вместе с фолликулярной жидкостью поступает в бахромку яйцепровода и за счет движения ее ресничек и самого яйцепровода, с током секрета перемещается по яйцепроводу.

При встрече с яйцеклеткой, которая после овуляции окружена лучистой короной, спермии выделяют фермент гиалуронидазу (рис. 57). Гиалуронидаза разрушает фолликулярную оболочку (лучистый венец), окружающую яйцеклетку. После чего спермий (только один!) соприкасается с оболочкой яйцеклетки, что ведет к развитию акросомальной реакции — высвобождению содержимого акросомы, расположенной в головке спермия, разрушению оболочки яйцеклетки в участке соприкосновения с головкой спермия; спермий проникает внутрь ее,

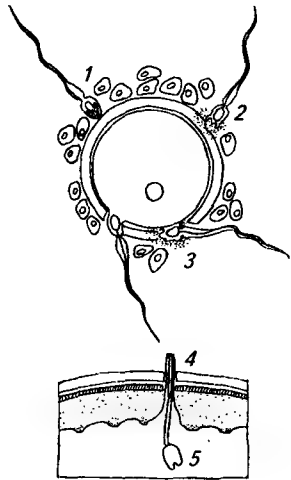


Рис. 57. Ход акросомальной реакции при оплодотворении яйцеклетки:

1 — соприкосновение спермия с оболочкой яйцеклетки; 2 — высвобождение содержимого акросомы; 3 — разрушение вителлинового слоя яйцеклетки; 4 — полимеризация актина, образование акросомального отростка; 5 — проникновение спермия в яйцеклетку

они сливаются. При слиянии образуется длинный акросомальный отросток, проникающий в мембрану яйцеклетки, через который ооплазма попадает в головку спермия. Ядро спермия втягивается в ооплазму и соединяется с ядром яйцеклетки, образуется зигота. Погрузившись в ооплазму, головка спермия претерпевает сложные изменения, ядро преобразуется в мужской пронуклеус, одновременно формируется женский пронуклеус, сливаясь, они образуют единое ядро зиготы.

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ПРОЦЕССА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ К СКЛАДЫВАЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

При совокуплении раздражаются тактильные и температурные рецепторы влагалища, информация поступает в нервный центр (совокупность нейронов гипоталамуса и других отделов ЦНС) и вызывает формирование программы действия. Она по эфферентным нервным волокнам, а также в виде гормона окситоцина поступает к матке, яйцепроводам и обеспечивает усиление их сокращений. Спермии выделяют ацетилхолин, который также стимулирует сокращения матки и яйцепроводов. Благодаря согласованным движениям яйцепроводов и матки и собственным движениям происходит продвижение спермиев и яйцеклетки, встреча и слияние их в верхней трети яйцепровода.

БЕРЕМЕННОСТЬ

Беременность — это особое физиологическое состояние женского организма, при котором из оплодотворенной яйцеклетки в матке развивается плод. Беременность у коровы называется стельностью; у кобылы, ослицы, верблюдицы — жеребость; у овцы — суягность; у свиньи — супоросность, у собаки — щенность, у крольчихи — сукрольность.

Беременность обеспечивается всеми органами организма матери; развивается новый организм в матке.

С момента возникновения организма в виде оплодотворенного яйца и до рождения морфологические структуры и соответствующие им физиологические отправления развивающегося организма представляют собой форму адаптации к тем специфическим условиям среды, которые создаются в материнском организме.

Наиболее важными процессами, которые происходят в организме беременной самки, являются: гипертрофия матки, развитие зародыша в матке, развитие плаценты, перестройка обмена веществ и деятельности пищеварительных органов, органов кровообращения, кровообращения, дыхания, печени, почек и др.,

обеспечивающих обмен веществ, развитие молочных желез, гипертрофия мышц брюшной стенки, увеличение подвижности крестца.

В развитии нового организма в период беременности (антенатального периода) выделяют три фазы — зародышевую, эмбриональную и плодную и 5 основных этапов его становления — одноклеточного зародыша, дробления, гаструляции, обособления основных зачатков органов и тканей, гистогенез и органогенез.

Зародышевая фаза. С момента оплодотворения яйцеклетки — образования зиготы она начинает делиться. Процесс дробления зиготы завершается в течение 3...4 сут и она переходит в матку. С попаданием зародыша в полость матки размножение клеток усложняется, в результате дробления образуется зародышевый пузырек, включающий в себя трофобласт и эмбриобласт — зародышевый узел. Из зародышевого узла, имеющего форму щитка, в полость зародышевого пузырька (бластулы) выселяются клетки и заполняют ее. Слой клеток, прилегающий к трофобласту, составляет эктодерму, в глубине — энтодерму, между ними — мезодерму. Питается зародыш в основном энергетическими запасами протоплазмы самой зиготы. Примерно через 4 сут зародыш переходит в рог матки. Зародышевая фаза длится 7...15 сут.

Матка (рога матки). Представляет собой толстостенный мешковидный орган, в который открываются парные яйцепроводы. Попадая в матку, зародыш внедряется (имплантируется) в рыхлую слизистую оболочку матки, укрепляется в ней. После имплантации начинаются глубокие изменения в матке и зародыше.

Эмбриональная фаза. Зародыш после имплантации называется *эмбрион*. В эмбриональную фазу происходит закладка тканей, органов и систем нового организма. Из эктодермы развивается кожа, рецепторы, нервная система и др.; из энтодермы — эпителий пищевода, желудка, кишечника, печень, поджелудочная железа, эпителий легких, бронхов, трахеи и др.; из мезодермы — скелетные мышцы, сердечная мышца, гладкие мышцы, семенники, яичники, почки и др.

Одновременно вокруг эмбриона формируются плодные оболочки, начинаются глубокие изменения в матке. С ростом и развитием эмбриона матка увеличивается в размерах и массе. В ней развивается плацента.

Питание эмбриона осуществляется вначале за счет секрета слизистой матки, затем за счет содержимого желточного мешка. Позже питание эмбриона происходит за счет матери через развивающуюся плаценту.

С момента установления связи эмбриона с матерью через плацентарное кровообращение завершается эмбриональная фаза и начинается плодная фаза. Эмбриональная фаза длится у крупного

рогатого скота до 60 сут, овец — 46, свиней — 38, лошадей — 97 сут, у человека до 60 сут.

Плодная фаза. На ранних стадиях развития плода происходит дифференцировка тканей и органов, на поздних стадиях — совершенствование органов. В течение плодной фазы питание плода осуществляется через плаценту и за счет околоплодных вод.

Плацента. Это комплекс тканевых образований, который состоит из материнской и плодной частей. Материнская часть ее представлена измененной оболочкой матки.

Плодная часть плаценты состоит из трех оболочек: сосудистой (хорион), водно-околоплодной (амнион) и мочевого (аллантоис) (рис. 58). Сосудистая оболочка образуется из трофобласта, имеет многочисленные ворсинки, которые врастают в материнскую часть плаценты (слизистую оболочку матки). Водная оболочка образуется из складок трофобласта путем их сращения вокруг зародыша, находится в полости сосудистой оболочки, окружает вначале зародыш, а затем и плод со всех сторон, обеспечивая защиту его от повреждений и создавая здесь однородную жидкую среду. Мочевая оболочка образуется из мочевого пузыря (первичной кишки) зародыша. В нее через мочевой проток поступает мочевая жидкость.

По характеру связи плодной части с материнской различают следующие виды плацент:

1. Гемохориальную (дисковидную) у кроликов: ворсинки хориона внедряются в кровеносные сосуды, лакуны, в которых циркулирует кровь.

2. Эндотелиохориальную (зональную) у плотоядных: ворсинки хориона врастают глубоко в толщу слизистой оболочки матки.

3. Эпителиохориальную (рассеянную) у кобыл, свиней и верблюдиц: ворсинки хориона и крипты покрыты эпителием, пространство между слоями которого заполнено «маточным молоком» — секретом эпителия матки.

4. Десмохориальную (множественную) у жвачных: корова имеет до 80...120 карункул; сосудистые системы хориона и матки отделены только соединительной тканью.

Плодная часть плаценты всасывает питательные вещества, которые вырабатываются материнской частью

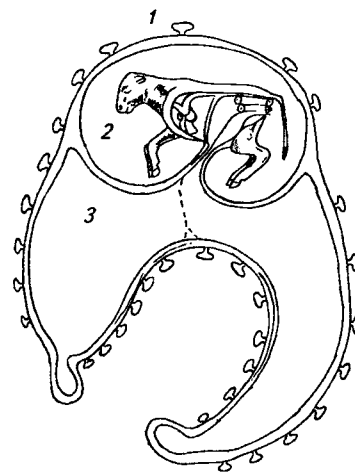


Рис. 58. Строение плодной части плаценты телят:

1 — хорион; 2 — амнион; 3 — аллантоис

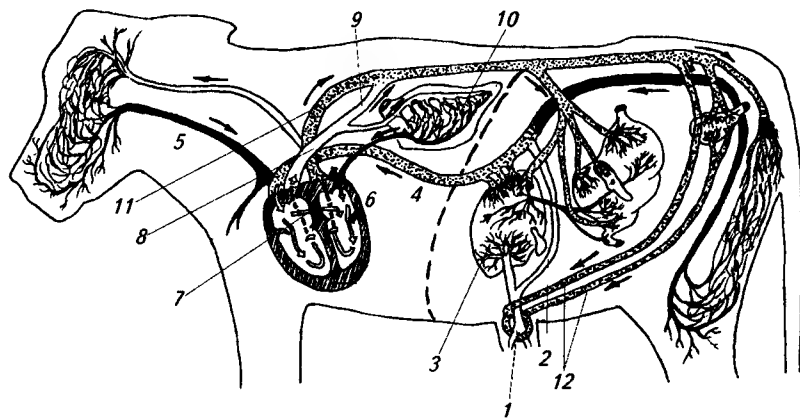


Рис. 59. Схема кровообращения плода:

1 — пупочная вена от плаценты, несущая артериальную кровь; 2 — артерии; 3 — печень; 4 — задняя полая вена; 5 — передняя полая вена; 6 — правое предсердие; 7 — овальное отверстие; 8 — легочная артерия; 9 — боталов проток; 10 — легкие; 11 — дуга аорты; 12 — пупочные артерии, несущие венозную кровь от подвздошной артерии плода

(корова, овца), или «маточное молоко» (кобыла, свинья), или вещества, образующиеся вследствие разжижения и растворения тканей ферментами хориона (плотоядные, кролик).

В плаценте прилегают друг к другу кровеносные сосуды хориона и матки. Кровь, приходящая по капиллярам ворсинок хориона, обогащается питательными веществами и кислородом, путем осмоса проникающими из стенок матки. В плод кровь возвращается по пупочной вене (рис. 59).

Одновременно с внутриутробным развитием нового организма происходят изменения в деятельности всех органов материнского организма и всех процессов.

Беременность у коров составляет 284 сут, овец — 150, свиноматок — 114, кобыл — 335, крольчих — 30, сук — 59...65 (в среднем 63) сут, у женщин — 280 сут.

РЕГУЛЯЦИЯ ПОДДЕРЖАНИЯ БЕРЕМЕННОСТИ ИЛИ МЕХАНИЗМ ПЕРЕСТРОЙКИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ ПРИ БЕРЕМЕННОСТИ

Развитие зиготы — зародыша в матке воспринимается специальными рецепторами, информация поступает в ЦНС, вызывая организацию нервного центра беременности (нейроны гипоталамуса и других отделов ЦНС), в котором происходит образование программы действия. Она в виде потока эфферентных импульсов и повышенного образования и выделения в кровь лютеинизиру-

щего гормона поступает к половым органам, вызывая развитие желтого тела беременности в яичниках, структурные и физиологические изменения в половых органах, необходимые для развития плода и формирования плаценты. Развивающееся желтое тело в нарастающей степени продуцирует гормон прогестерон, который с кровью поступает в ЦНС, вызывая формирование доминанты беременности. Она обеспечивает объединение органов организма в систему поддержания беременности. Складывающееся на каждую фазу развития нового организма определенное соотношение гормонов и нервных процессов обеспечивает динамику и специфику всех процессов, присущих беременности.

РОДЫ

По истечении сроков беременности наступают роды.

Роды — это сложная приспособительная реакция организма беременной самки, возникающая в связи с завершением развития плода и выражающаяся в выведении из матки плода, околоплодных оболочек и околоплодных вод.

К органам, обеспечивающим роды, относятся матка, влагалище и мышцы брюшного пресса. При родах происходят сокращения их.

Родам предшествуют определенные изменения в организме самки. Эти изменения являются предшественниками родов и начинают проявляться за 1...3 сут до родов. *Предшественниками родов* являются: расслабление связочного аппарата таза, опухание и увеличение половых губ, отвисание живота и западение пахов, укорочение шейки матки, разжижение густой, липкой слизи влагалища и слизистой пробки, закрывающей канал шейки матки, выделение этой слизи в виде «поводков» из наружных половых органов, увеличение размеров молочной железы и появление молока.

В материнском организме в матке перед родами происходит комплекс нейрогормональных изменений, повышается концентрация эстрадиола, простагландинов. Эстрадиол повышает чувствительность матки к ацетилхолину, окситоцину, серотонину и простагландинам. Усиливаются потоки импульсов с матки в нервный центр родов. К этому времени завершается формирование родовой доминанты: мускулатура матки начинает сокращаться.

Родовой процесс включает в себя три последовательных стадии: подготовительную, выведение плода и выведение последа.

Подготовительная стадия. Матка начинает сокращаться (*схватки*). Сокращения чередуются с расслаблениями. Раскрывается канал шейки матки. Изменяются позиция и положение плода, который поворачивается на 90...180° за счет волнообразных движений плодной жидкости, вызванных сокращения-

ми матки. Двигается и сам плод. Плодные оболочки проникают в канал шейки матки, расширяя его, разрываются, и околоплодная жидкость изливается, ослизняя родовые пути и подготавливая их к прохождению плода.

Стадия выведения плода. Начинаются активные сокращения матки, а также мышц брюшного пресса и спинных мышц (*потуги*). Потуги продолжительностью около 1 мин чередуются паузами по 2...3 мин. За счет схваток и потуг плод выводится через родовые пути, т. е. рождается.

Стадия выведения последа. За счет схваток и потуг (они проявляются уже реже) плодная часть плаценты — *послед*, отделяется от материнской части и выводится через родовые пути.

У коров подготовительная стадия родов составляет 4...6 ч, выведения плода — 30 мин...4 ч, последовая — 7...12 ч; у овец соответственно 4...6 ч, 20...90 мин, 1...2 ч; у свиней — 2...6 ч, 2...6 ч, послед отделяется одновременно и вслед за выведением плода; у кобыл — до 12 ч, 10...30 мин, 5...30 мин; у сук — 3...10 ч, 1...6 ч, послед выделяется вместе с плодом.

После родов следует послеродовой период, в течение которого происходит инволюция (восстановление) половых органов, возвратные изменения состояния и деятельности половых и других органов самки. Продолжительность послеродового периода у коров около 15...27 сут, время выведения *лохий* (продукты распада перерожденного эпителия, крови, секрет желез матки) 10 сут; у овец соответственно 18...20 и 7...9 сут; у свиней — 15...17 и 5...7, у кобыл — 8...12 и 2...3, у сук — 10...14 и 5...8 сут.

МЕХАНИЗМ ВОЗБУЖДЕНИЯ И РЕГУЛЯЦИИ РОДОВ

К концу беременности созревший плод возбуждает рецепторы матки, также усиливаются интероцептивные влияния с органов половой сферы. В результате возбуждаются нейроны гипоталамуса, спинного мозга и других отделов ЦНС, составляющих центр родов, формируется программа действия. Она по подчревным и тазовым нервам поступает к матке, в которой повышается содержание ацетилхолина. Одновременно в плаценте нарастает образование эстрогенов (эстриола), повышается их концентрация в крови, уменьшается образование прогестерона в желтом теле и плаценте, снижается его концентрация в крови. Изменяется гормональный состав крови.

Эстрогены действуют на центр родов, обеспечивая вместе с интероцептивными влияниями с матки доминанту родов. Эстрогены в матке повышают чувствительность миометрия к окситоцину, стимулируют синтез и выделение простагландинов в матке и плаценте, что вызывает сильные сокращения матки. Большая роль в

развитии родовой деятельности принадлежит окситоцину, который в больших количествах накапливается перед родами.

Как только доминанта родов, возбудимость матки, сила нервных и гормональных влияний достигают определенного предела, возникает родовая деятельность, схватки. Схватки сопровождаются усилением потока импульсов с рецепторов матки в нервный центр, что вызывает еще большее его возбуждение. Это ведет к включению в процесс родов через соматические нервы мышц брюшной стенки и спинных мышц — возникают потуги, увеличению выделения окситоцина, простагландинов и ацетилхолина. Подобные процессы происходят до конца родов и выведения последа.

РАЗВИТИЕ ЖИВОТНЫХ ПОСЛЕ РОЖДЕНИЯ

Период с момента рождения животного до естественной смерти называется *постнатальный период развития*. Этот период включает четыре фазы развития организма, каждая из которых характеризуется своими специфическими особенностями и формой питания.

Первая фаза — новорожденности, или молозивной формы питания. Ее продолжительность — первые 5...12 сут жизни после рождения: у телят — 7...10 сут, ягнят — 6...10, поросят — 5, жеребят — 10 сут. Новорожденные питаются молозивом — секретом молочных желез матери. Фаза интенсивного структурно-функционального развития систем организма, адаптации к новым условиям.

Вторая фаза — молочного питания. Она продолжается в течение первого месяца жизни животного по 14...45 сут после рождения: у телят — с 11 по 28 сут, ягнят — с 11 по 20, поросят — с 6 по 14, жеребят — с 11 по 45 сут. Животные питаются исключительно молоком. Фаза структурно-функционального совершенствования всех систем организма.

Третья фаза — переходная. Она продолжается у сельскохозяйственных животных до 2...8-месячного возраста: у телят до 3...8-месячного возраста, ягнят — 4-х, поросят — 2-х, жеребят — 6...8-месячного возраста. Животные питаются молочно-растительной пищей. Фаза завершения становления структурно-функциональной организации систем организма.

Четвертая фаза — растительного питания. Она продолжается до конца жизни животного и характеризуется растительной формой питания. Фаза завершения полового созревания, воспроизводства и продуктивности.

При соблюдении условий их жизни лошади могут жить 25...30 (до 67) лет, крупный рогатый скот — 20 (до 40), овцы — до 14 (18), свиньи — 15...20, собаки — 20...25 (13...35), кошки — 20 лет.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗМА ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Организм животного, его системы и органы развиваются, созревают постепенно и не одновременно. Каждая система на тот или иной период (фазу) развития организма созревает в той степени, в какой это необходимо для приспособления к естественным экологическим условиям. Этим и объясняются физиологические особенности молодняка животных.

Новорожденные животные имеют не совершенные системы, развитие которых завершается в постнатальный период и в разное время. Совершенствование всех систем прежде всего связано с совершенствованием рецепторного аппарата, проводниковых путей и нервных центров.

Рецепторный аппарат. У новорожденных животных большая часть рецепторов не совершенна. Так, болевые рецепторы в первые 5 сут жизни имеют низкую возбудимость и животные не проявляют приспособительные реакции на болевые раздражители. Чувствительность болевых рецепторов начинает возрастать с 5 сут жизни и достигает совершенства к 30-суточному возрасту. В течение первого месяца жизни полностью развивается слуховая, тактильная и температурная рецепции.

Нервные центры. У новорожденных в нервных центрах слабые процессы торможения, в связи с этим отмечается широкая иррадиация возбуждения. Например, прием корма, связанный с возбуждением нервного центра, сопровождается активной двигательной реакцией.

Гормональный статус. У новорожденных он характеризуется более высокой концентрацией гормонов в крови, особенно соматотропина, тироксина, трийодтиронина, инсулина, глюкагона, что обуславливает интенсивность роста. Так, телята удваивают свою массу тела через 77 сут, поросята — 8, ягнята — 12, жеребята через 60 сут. Стабилизация гормонального статуса у животных происходит постепенно и завершается в период с 3-го по 6-й месяц жизни. Активность желез внутренней секреции резко изменяется в связи с переходом на растительный тип питания, так как возрастают нагрузки на желудочно-кишечный тракт.

Система крови. У новорожденных в крови высокое содержание эритроцитов и лейкоцитов. В первые дни жизни содержание их в крови падает и постепенно достигает уровня взрослых животных к 2-месячному возрасту. В крови новорожденных почти нет гамма-глобулинов (иммунные белки), т. к. они еще не синтезируются организмом. Источником гамма-глобулинов для новорожденного является молозиво, поэтому его следует давать с первых минут жизни. Соответствующее количество гамма-глобулинов в организме молодняка начинает синтезироваться только через 8...10 нед после рождения.

Система кровообращения. Характерная особенность новорожденных животных — частый ритм сердечных сокращений. Урежение сокращений сердца, увеличение диастолического периода наступает с включения в иннервацию сердца парасимпатической иннервации, например у телят это происходит в течение первых 17 сут.

Система дыхания. У новорожденных структурно-функционально незрелые альвеолы, бронхи и бронхиолы (узкие), гортань, слабая иннервация органов дыхания со стороны симпатической иннервации. Поэтому у молодняка поверхностное дыхание, медленное раскрытие альвеол. Совершенствование системы дыхания осуществляется постепенно и завершается только к концу 6 мес жизни.

Система пищеварения. У молодняка кормление не сопровождается выраженным рефлекторным возбуждением пищеварительных желез (гидролитические ферменты содержатся в молозиве) — голодание сопровождается возбуждением пищеварительных желез; пищеварительные соки содержат мало протеолитических ферментов, амилазы. Это обусловлено низкой возбудимостью рецепторного аппарата, высокой возбудимостью пищевого нервного центра, большим участием гормонов желудка и кишечника в деятельности органов пищеварения, структурно-физиологической незрелостью пищеварительных желез. Поэтому молодняк нужно кормить без больших перерывов. Совершенствование деятельности системы пищеварения происходит в первые 3 мес жизни.

Система выделения. У молодняка низкая чувствительность почек к нервно-гормональным воздействиям и структурно-физиологическая незрелость нефронов, поэтому больше образуется мочи в расчете на единицу массы и выводится больше минеральных веществ. Моча слабо концентрированная. У молодняка понижена способность выведения из организма избытка воды, минеральных и чужеродных веществ.

Система терморегуляции. Исходным моментом является то, что животные рождаются с несовершенной системой терморегуляции. У них более развит механизм теплообразования, образуют теплоту в больших количествах, поэтому новорожденные кратковременно могут переносить низкие температуры, легко могут перегреться. Механизм теплоотдачи менее совершенен: температура кожи у них более высокая, поэтому выше теплоотдача. Не функционируют потовые железы. Более выражено несовершенство теплоотдачи у поросят, менее — у телят. У новорожденных большие потери теплоты обусловлены большой поверхностью тела в расчете на единицу массы (приблизительно в 3 раза больше, чем у взрослых).

Глава XVII

СИСТЕМА ЛАКТАЦИИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ЛАКТАЦИИ

В организме самки с возрастом, с наступлением половой зрелости, в процессе и после завершения беременности и родов, а также при систематическом доении или сосании происходит и завершается формирование системы лактации в целях обеспечения образования молока, распределения и накопления его в емкостной системе вымени и молоковыведения при доении или сосании (рис. 60).

Система лактации обеспечивает три приспособительные реакции:

1. Образование молока.
2. Распределение, накопление и удержание образующегося молока в емкостной системе вымени.
3. Молокоотдача или периодическое выведение молока.

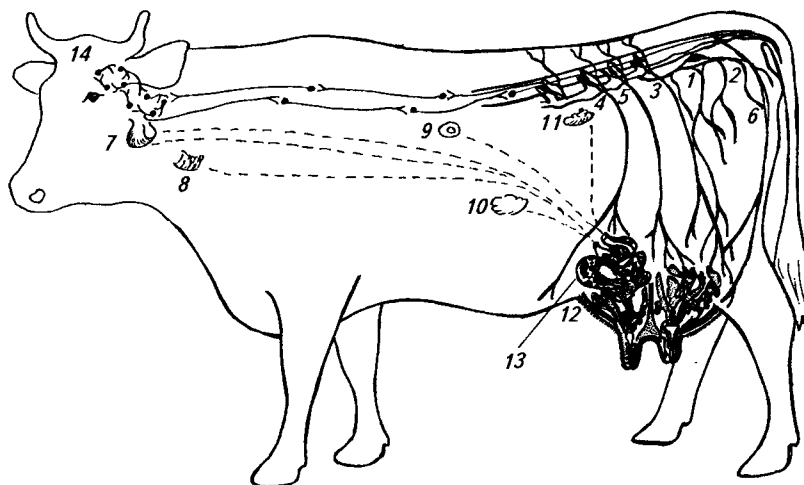


Рис. 60. Система лактации:

1 — ветви каудального брыжеечного узла; 2 — ветви тазового нерва; 3 — наружный семенной нерв; 4 — подвздошно-подчревный нерв; 5 — подвздошно-паховый нерв; 6 — срамной нерв; 7 — гипофиз; 8 — щитовидная железа; 9 — надпочечник; 10 — островковый аппарат поджелудочной железы; 11 — яичник; 12 — вымя, соски; 13 — альвеола молочной железы; 14 — нервный центр лактации

ОБРАЗОВАНИЕ МОЛОКА

Образование молока происходит в молочной железе и связано с формированием доминанты лактации, завершением развития молочных желез.

МОЛОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Молочные железы и вымя в целом у сельскохозяйственных животных представляют собой железистый орган (рис. 61). Каждая железа и часть вымени состоит из альвеол, протоков, каналов, ходов и цистерн и связана с соском. Количество желез в вымени различно; у коровы их 4. Кожа вымени тонкая, эластичная. Кожа сосков толстая; в ней отсутствуют сальные и потовые железы, волосы.

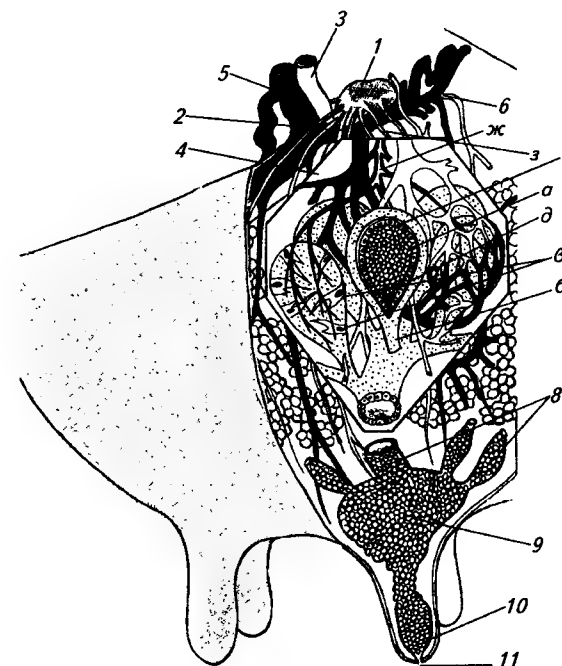


Рис. 61. Вымя коровы:

1 — наружный паховый (надвымянный) лимфатический узел; 2 — лимфатические сосуды вымени; 3 — наружная срамная артерия; 4 — артерия вымени; 5 — наружная срамная вена; 6 — вены вымени; 7 — подкожная брюшная (молочная) вена; 8 — крупные молочные ходы (перерезанные); 9 — цистерна молочной железы; 10 — цистерна соска; 11 — сосковый канал. Схема структур молочной доли (увеличено): а — вскрытая альвеола; б — выводной проток; в — миоэпителиальные или звездчатые клетки на альвеоле; г — кубические эпителиальные клетки альвеолы; д — базальная мембрана; е — соединительнотканый слой с жировой тканью, где находится большое количество кровеносных капилляров и нервов; ж — нервы; з — артерии; и — вены

В молочной железе имеется строма, железистая (паренхима) и жировая ткань. Железистая ткань представлена молочными альвеолами.

Молочные альвеолы — это шаровидной, овальной или продолговатой формы мелкие образования диаметром 100...800 мкм. Стенка альвеолы состоит из одного слоя клеток железистого эпителия, которые располагаются на базальной мембране. Внутри альвеолы полость. Альвеолы снаружи покрыты миоэпителиальными (звездчатыми или корзинчатыми) клетками. В молочной железе множество альвеол и они объединяются в дольки, дольки в доли. От альвеол начинаются первичные молочные протоки, которые, соединяясь, образуют протоки долек, а они уже, в свою очередь, каналы долей. Каналы долей объединяются в молочные ходы, которые открываются в цистерну молочной железы. В устьях молочных ходов находятся сфинктероподобные образования. Цистерна каждой молочной железы состоит из двух отделов — цистерны железы и цистерны соска. Вместимость цистерны железы у коров может составлять 2 л и более, цистерны соска до 50 мл. Сосковая цистерна переходит в сосковый канал, длина которого у коров 0,5...1,4 см; у основания соска расположен сфинктер.

Молочные железы и вымя обильно снабжены сосудами, нервами.

РОСТ И РАЗВИТИЕ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ

Молочные железы развиваются из эктодермы зародыша и заметны уже в конце зародышевой фазы в виде млечных линий. В предплодную фазу они представлены млечными полосками. В плодную фазу продолжается их развитие: в 2 мес (крупный рогатый скот) на млечных полосках возникают 4 линзы млечных бугорков; в 2,5 мес на бугорках образуется сосочек; в 3 мес в сосочке образуется канал; в 4 мес образуется цистерна и соски; в 5 и 6 мес развиваются альвеолы, протоки, каналы, ходы и усиленно растет жировая ткань; в 7 мес формируются нервные элементы; в 8...9 мес заканчивается закладка альвеол, протоков, каналов, ходов, цистерны железы и соска. После рождения и до половой зрелости у самки развиваются в основном в молочной железе протоковая система и жировая ткань, а с наступлением половой зрелости, и особенно в период беременности, паренхима.

ПРОЦЕСС ОБРАЗОВАНИЯ МОЛОКА

Образование молока в молочных железах начинается после родов. Большинство компонентов молока образуется из веществ, приносимых кровью. Эти вещества не просто переходят из крови

в просвет альвеол, а подвергаются сложным химическим превращениям. Процесс образования молока сложный и включает в себя следующие этапы:

филтрацию — абсорбцию ряда компонентов молока; секрецию специфических компонентов молока; реабсорбцию некоторого количества отдельных компонентов образовавшегося молока.

Филтрация — абсорбция. Процесс образования молока начинается с филтрации — абсорбции предшественников молока, которая происходит одновременно с секрецией в просвет альвеол.

Молоко имеет сложный химический состав и включает, кроме синтезированных специфических белков, жиров и углеводов, воду, аминокислоты, глюкозу, жирные кислоты, около 40 минеральных веществ, 17 витаминов, десятки ферментов. Все эти компоненты после филтрации их из крови в тканевую жидкость попадают в молоко.

Секреция специфических компонентов молока. Специфические (основные) компоненты молока — это молочные белок, сахар и жир. Секреция их осуществляется клетками железистого эпителия альвеол. Секреция представляет собой процесс образования основных компонентов молока и их выделение, который осуществляется в 4 фазы:

поглощение (сорбция) железистыми клетками из крови и тканевой жидкости и накопление предшественников, используемых для образования основных компонентов молока;

внутриклеточный синтез специфических компонентов молока в результате внутриклеточного метаболизма;

перемещение синтезированных компонентов к апикальному участку клетки и накопление их там;

выделение (экструзия) синтезированных компонентов (секрета) из железистых клеток в просвет альвеол, восстановление исходной структуры клетки и начало нового цикла.

Клетки железистого эпителия альвеол обладают высокой синтезирующей способностью. Ежеминутно у коровы может быть синтезировано более 600 мг белков, 800 мг лактозы, 700 мг жиров.

В клетках железистого эпителия альвеол происходит синтез белков — α - и β -казеина, α -лактоальбумина, α - и β -лактоглобулина — из аминокислот и пептидов. Основной белок коровьего молока — казеин (76...86 %). Белки молока содержат все незаменимые и заменимые аминокислоты. Синтез жира (липидов) молока (триглицеридов) связан с образованием жирных кислот и глицерина из уксусной кислоты и глюкозы в межальвеолярной ткани. Молочный жир синтезируется из жирных кислот, триглицеридов, липопroteидов, уксусной кислоты и β -оксибутирата крови. Синтезированный жир молока находится в виде мелких

жировых шариков и содержит более 30 жирных кислот: насыщенных высокомолекулярных (пальмитиновая, стеариновая и др.), насыщенных низкомолекулярных (масляная, капроновая и др.), ненасыщенных (олеиновая и др.). Синтез углеводов (основной углевод — лактоза) молока происходит из глюкозы, пропионовой и уксусной кислот, глицерина.

Синтезированные белки, жиры и углеводы выводятся из железистых клеток в полость альвеол. Возможны различные типы выделения (экструзии) их из железистой клетки:

голокриновый — выделение секрета в результате гибели и отторжения всей железистой клетки;

апокриновый — превращение апикулярной части клетки в секрет и отторжение его;

леммокриновый — с каплей секрета отделяется участок плазматической мембраны;

мерокриновый — отделение капли секрета от тела клетки через ее мембрану.

Преобладают два последних типа выделения секрета.

Реабсорбция некоторого количества отдельных компонентов образовавшегося молока. В формировании окончательного состава молока важное значение имеет реабсорбция некоторых его составных частей. Реабсорбция осуществляется, когда молоко уже находится в молочных протоках, каналах, ходах и цистерне. Реабсорбируют в кровь вещества, которые синтезируются в самой молочной железе и используются для синтеза компонентов молока, а также вещества, синтезированные, профильтровавшиеся и поступившие в полость альвеол, протоков, каналов, ходов и цистерны в избытке.

Факторы, определяющие интенсивность образования молока. Интенсивность образования молока у коров определяют следующие факторы:

- 1) порода, наследственные качества;
- 2) уровень и полноценность кормления;
- 3) интенсивность пищеварения и обмена веществ;
- 4) срок после родов — в первые 3 мес интенсивность образования молока нарастает, а затем снижается;
- 5) время суток — днем интенсивность молокообразования выше, ночью — ниже;
- 6) кратность доения — при 3- и 4-кратном доении интенсивность молокообразования выше, чем при 2-кратном;
- 7) количество предшествующих отелов — до 5...7 родов интенсивность молокообразования нарастает, а затем постепенно снижается;
- 8) другие факторы.

МОЛОЗИВО. МОЛОКО

В начале лактации, т. е. в первые 5...7 сут (2...10 сут) после родов, в молочной железе образуется секрет — молозиво, которое существенно отличается от молока, образующегося во время установившейся лактации. Молозиво имеет высокую биологическую ценность и калорийность, что необходимо для поддержания жизни новорожденного.

Молозиво — секрет желтовато-коричневого цвета, вязкой консистенции, солоноватого вкуса; содержит много белков, углеводов, жиры, много минеральных солей (особенно магния), витамины, гидролитические ферменты. Состав молозива отдельных видов животных имеет большие различия. Так, молозиво овец наиболее богато жиром, кобыл — лактозой, но у всех видов животных в нем преобладает белок, который по своему аминокислотному составу наиболее полноценен. Белки молозива представлены в большей степени глобулинами, обладающими иммунными свойствами, и альбуминами. Молозиво коровы в своем составе содержит 75,4 % воды, 24,6 % сухих веществ (белок — 15 %, жир — 5,4, молочный сахар — 3,3, минеральные вещества — 1,2 %), витамины, гидролитические ферменты.

Вскоре после отела содержание иммунных глобулинов в молозиве снижается через 3...4 ч на 40 %, через 5...6 ч — на 50...60 %.

Молоко. Химический состав молока, которое секретируется через 6...7 сут после родов и в течение всей лактации, наиболее полно изучен у сельскохозяйственных животных (табл. 3).

3. Химический состав молока, %

Вид животного	Вода	Сухое вещество	Жир	Белки	Лактоза	Минеральные вещества
Коровы	87,7	12,3	3,6	3,4	4,7	0,60
Козы	86,9	13,1	4,1	3,6	4,6	0,85
Овцы	82,1	17,9	6,7	5,8	4,6	0,82
Кобылицы	90,1	10,0	1,0	2,0	6,7	0,30
Свиньи	80,7	19,3	8,6	5,0	4,8	0,90

Основной белок коровьего молока — казеин (около 2,7 %), много меньше лактоальбуминов (0,5 %) и лактоглобулинов (0,2 %). Кроме белка в молоке присутствуют свободные аминокислоты, ферменты, молочный жир (смесь различных триглицеридов, содержит более 40 жирных кислот) в виде жировых шариков диаметром 0,5...10 мкм, слипанию которых препятствуют белково-лейцитиновые оболочки, углеводы (в основном дисахарид лактоза), а также все витамины, макро- и микроэлементы, малые, средние и большие эпителиальные клетки, нейтрофильные лейкоциты, молочные тельца (особые жировые образования округлой или овальной формы).

РЕГУЛЯЦИЯ МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ

После родов в организме самки формируется доминанта лактации, повышается интенсивность образования гормонов, принимающих участие в регуляции обменных процессов. В крови высокая концентрация пролактина, СТГ, АКТГ, тироксина и трийодтиронина, инсулина, катехоламинов, глюкокортикоидов. Доминанта лактации проявляется высокой активностью нейронов нервного центра молокообразования (совокупность нейронов гипоталамуса, а также других отделов ЦНС). Сформированная в нервном центре программа действия поступает к секреторному аппарату молочной железы двумя путями: в виде потока импульсов по эфферентным нервным волокнам молочных желез и в виде гормонов (пролактина, СТГ, АКТГ, тироксина и трийодтиронина, кортизола, инсулина, катехоламинов, глюкокортикоидов) с кровью. Программа действия обуславливает начало и поддержание образования молока в течение всего периода лактации.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, НАКОПЛЕНИЕ И УДЕРЖАНИЕ ОБРАЗУЮЩЕГОСЯ МОЛОКА В ЕМКОСТНОЙ СИСТЕМЕ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Емкостная система молочной железы представляет собой анатомо-физиологическое объединение альвеол, молочных протоков, каналов, ходов, цистерн молочной железы и соска. Сфинктерный аппарат протоков делит ее на альвеолярно-протоковый и цистернальный отделы.

Образующееся в секреторных клетках альвеол молоко заполняет полости альвеол и протоков, накапливается в альвеолярно-протоковом отделе. Сфинктеры устья протоков закрыты, предотвращают поступление молока в цистернальный отдел. В первые 2...4 ч после очередной дойки (сосания) молоковыведение не происходит и в цистерне молочной железы молоко отсутствует. В течение этого времени альвеолярно-протоковый отдел заполняется молоком примерно на 80 %. После этого начинается переход молока (молоковыведение) в цистернальный отдел порциями и ритмически, согласно ритмическому рефлекторному расслаблению сфинктеров протоков, обусловленному повышением давления молока в альвеолах. Молоко в цистернах удерживается благодаря тону сфинктера соскового канала.

Интенсивное молоковыведение у коров наблюдается в течение 9 ч после очередного доения, а затем оно уменьшается и полностью прекращается через 16 ч. К этому времени, а обычно уже к 9 часу, физиологические возможности емкостной системы уже исчерпаны. Исходя из этого промежутки времени между дойками не должны превышать 12 ч, вот почему и практикуется в течение суток двукратное доение. По мере поступления молока в цистерну тонус цистерны понижается.

При заполнении всей емкостной системы примерно 40 % молока находится в цистернальной системе и около 60 % в альвеолярно-протоковой.

Регуляция распределения, накопления и удержания образующегося молока в емкостной системе молочной железы. Основное условие регуляции распределения, накопления и удержания образующегося молока — это изменение объема молока в альвеолах и мелких протоках. В процессе образования молоко скапливается в альвеолах и протоках, повышается его давление и возбуждаются барорецепторы альвеол и протоков. Информация с рецепторов поступает в нервный центр молоковыведения (совокупность нейронов пояснично-крестцовой части спинного мозга и других отделов центральной нервной системы), здесь формируется программа действий, которая в виде потока импульсов по симпатическим нервам поступает к сфинктерам протоков и цистерне. Сфинктеры расслабляются, и молоко из альвеолярно-протоковой системы поступает в цистерны, т.е. происходит молоковыведение; цистерны расслабляются и вмещают следующие поступающие порции молока. Цикл завершается, новый цикл начинается после очередного повышения давления в альвеолах.

МОЛОКООТДАЧА, ИЛИ ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ВЫВЕДЕНИЕ МОЛОКА ПРИ ДОЕНИИ И СОСАНИИ

Молокоотдача — перемещение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный в период доения (сосания); путем сосания или доения молоко извлекается из цистерны.

Молокоотдача обеспечивается организмом в целом, емкостной системой молочной железы, сосудистой системой вымени, сфинктерами молочных протоков, рефлекторно-гормональным механизмом.

Выведению молока во время молокоотдачи способствует повышение давления в альвеолярно-протоковом отделе. За счет сокращения альвеол и повышения тонуса стенок протоков давление быстро нарастает. Одновременно происходит расслабление сфинктеров и цистерн.

Регуляция молокоотдачи. Доение или сосание, сопровождающиеся раздражением рецепторов кожи, цистерны и тканей соска и вымени (тактильных, давления, температурных), вызывает поток информации с них в нервный центр молокоотдачи (совокупность нейронов пояснично-крестцовой части спинного мозга и гипоталамуса). В нем формируется программа действия, которая в виде потока импульсов поступает к сфинктерам молочных протоков и вызывает их расслабление, а также к паравентрикулярному и супраоптическому ядрам гипоталамуса и задней доли гипофиза, стимулируя выделение в кровь окситоцина.

Расслабление сфинктеров молочных протоков ведет к переходу молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный. Эта

реакция называется «*припуск молока*» и составляет первую фазу молокоотдачи. Она чисто нервная, рефлекторная и осуществляется в течение первых 45...60 с после воздействия на рецепторы. При этом импульсы поступают к кровеносным сосудам вымени и сосков, что приводит к расширению сосудов, увеличению притока крови. Вымя становится упругим, увеличивается в размерах, становятся упругими соски — эта реакция называется *эрекцией вымени и соска*.

Окситоцин с кровью подносится к миоэпителию альвеол, молочных протоков молочной железы и вызывает сокращение его, что приводит к вытеснению молока из альвеол в цистерны. Поступление молока в цистерны вызывает рефлекторно понижение тонуса стенок ходов и цистерн, понижение давления в них, что облегчает продвижение молока в цистерны железы и соска.

Миоэпителиальные клетки сокращаются только под влиянием окситоцина и именно в это время молоко поступает из альвеол в цистерны и может быть выдоено. Окситоцин начинает выделяться уже через 30...60 с после начала массажа и оказывает свое действие 5...7 мин, а затем разрушается ферментом окситоциназой в печени, почках, вымени.

Молоко может переместиться из альвеол в цистерны только при условии одновременного его извлечения из цистерн молочной железы и соска, т. е. при доении. Вот почему корову необходимо сдаивать не позже как через 40...60 с от начала массажа вымени и выдоить быстро — за 4...7 мин. Вторично вызвать выделение окситоцина невозможно; для образования новых порций гормона необходимо не менее 4 ч.

С началом доения, извлечения молока нарастает поток импульсов в центр молокоотдачи, увеличивается молокоотдача, повышается тонус емкостной системы и в ней поднимается давление. Примерно через одну минуту давление повышается до 45...70 мм рт. ст., т. е. в 2...3 раза превышает уровень давления в цистерне до начала доения, что облегчает извлечение молока. Высокий уровень давления в емкостной системе сохраняется в течение 1,5...2 мин; за это время извлекается до 50 % молока.

Для извлечения молока необходимо преодолеть сопротивление сфинктера соска. В начале доения сфинктер расслабляется при очень высоком давлении на сосок. В процессе доения сфинктер расслабляется и соответственно уменьшается необходимость в большом давлении на сосок, увеличиваются скорость и объем поступления молока наружу. К концу доения сокращение сфинктера нарастает и для выдаивания необходимо воздействие уже с силой 120...250 и более мм рт. ст. Доение и сосание вызывают рефлекторное ритмическое сокращение мышц соска. Скорость выведения молока у коров 1,6...2,9 кг в 1 мин. Безусловные рефлексы молокоотдачи «обрастают» условными рефлексами. На условные раздражители, сопутствующие доению, у коров могут быть получены 81% молока и 63% молочного жира.

ИЗВЛЕЧЕНИЕ МОЛОКА ИЗ ЦИСТЕРНЫ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ. ОСТАТОЧНОЕ МОЛОКО

Извлечение молока из цистерны молочных желез происходит при сосании теленком, ягненком и др., ручным или машинным доением.

При сосании теленком молоко из цистерны соска извлекается за счет двух сил: положительного давления на сосок и отрицательного давления под соском. Теленок захватывает сосок, деснами перекрывая его основание, сдавливает сосок между передней частью языка и твердым небом, что создает давление на основание соска около 15,9 (до 36,6) кПа, затем смещает язык назад от основания к верхушке соска, давление на сосок при этом постепенно уменьшается, а у верхушки соска составляет около 7,9 кПа. Одновременно опускается нижняя челюсть и в ротовой полости создается вакуум от 15,9...34,6 кПа. Общая сила, создаваемая теленком и обеспечивающая извлечение молока из цистерны соска, составляет при этом 31,9...71,3 кПа.

За этой активной фазой сосания следует фаза отдыха, давление на сосок падает до 0. Частота таких циклов при сосании у теленка составляет 117...120 в минуту.

При доении рукой (кулаком) молоко извлекается за счет одной силы — положительного давления на сосок. При доении кулаком в активную фазу сосок сдавливают у основания между большим и указательным пальцами с силой от 26,6...46,6 кПа (максимум до 75,9...115 кПа). Вслед за этим давят на сосок средним пальцем с силой около 23,9 кПа (до 31,8 кПа), затем безымянным пальцем с силой 10,6...15,9 кПа и мизинцем с силой около 7,9 кПа. Обычная частота сжатий соска рукой доярки составляет 90...120 в минуту.

При машинном доении используют доильные аппараты.

Доильные аппараты по способу доения подразделяют на двухтактные и трехтактные. По устройству основного рабочего механизма доильного стакана — на доильные аппараты с однокамерными стаканами и двухкамерными стаканами.

Доильный аппарат с однокамерным стаканом (гильза из прозрачного твердого и непроводящего тепло материала и гофрированная присоска из жесткой упругой резины) работает в 2 такта: сосание и отдых. При сосании в стакане создается вакуум около 50,6 кПа (молоко извлекается за счет одной силы — отрицательного давления под соском, присоска сжимается), при отдыхе восстанавливается атмосферное давление.

Наиболее распространены *доильные аппараты с двухкамерными доильными стаканами*. Их применяют при двухтактном и трехтактном режиме доения. Двухкамерный стакан имеет две стенки:

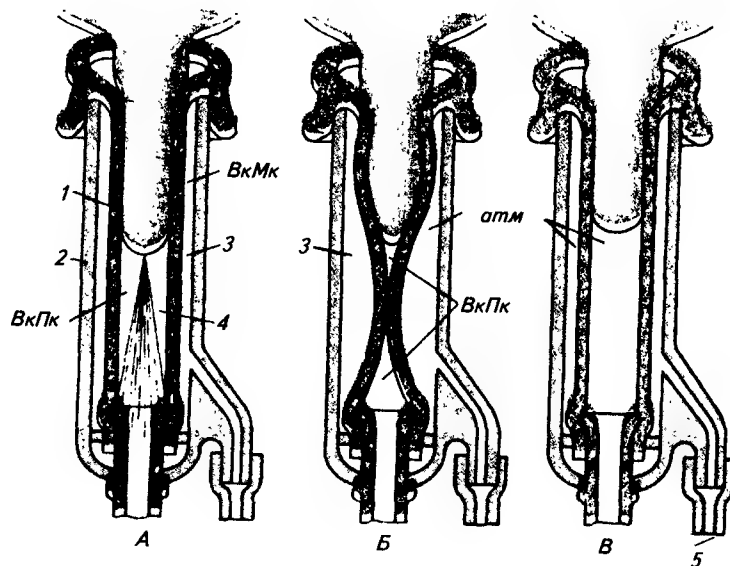


Рис. 62. Схема работы доильного стакана трехтактного аппарата:

А — такт сосания; Б — такт сжатия; В — такт отдыха. 1 — сосковая резина; 2 — гильза; 3 — межстенная камера; 4 — подсосковая камера; 5 — трубка к пульсатору. ВкПк — вакуум в подсосковой камере; ВкМк — вакуум в межстенной камере (50,6...53,3 кПа); атм — атмосферное давление

наружную металлическую и внутреннюю резиновую. Пространство между внутренней и наружной стенками называется межстенной камерой, а пространство между соском и резиновой трубкой — подсосковой камерой.

Двухтактные доильные аппараты с двухкамерными стаканами работают в 2 такта: сосание и сжатие. В такт сосания в подсосковой камере и межстенной камере создается вакуум около 50,6 кПа. В следующий за ним такт сжатия в подсосковой камере сохраняется вакуум, а в межстенной камере атмосферное давление, и сосок сжимается резиновой трубкой. Давление в аппарате регулирует автоматический пульсатор. Молоко собирается в коллекторе, а затем поступает в доильное ведро. Число пульсаций (сосательных действий) обычно 60 в 1 мин (35...180), соотношение тактов в процентах 50 : 50 (или 85 : 15).

Трехтактные доильные аппараты с двухкамерными стаканами работают в три такта: сосание, сжатие и отдых (рис. 62). Во время такта сосания создается вакуум в камерах; сжатия — в подсосковой камере сохраняется вакуум, а в межстенной — атмосферное давление, сосок сжимается резиновой трубкой, облегчая отток

крови от верхушки соска; отдыха — в камерах создается атмосферное давление. Число пульсаций около 60 в 1 мин. Соотношение длительности тактов, %: сосание — 60, сжатие — 10, отдых — 30.

Остаточное молоко. После доения в вымени, альвеолярно-протоковом отделе всегда остается определенная часть молока. Эта часть молока называется *остаточным* (или *резидуальным*) *молоком*.

Остаточное молоко можно извлечь при помощи препаратов, содержащих гормон окситоцин. Непосредственно после дойки препарат окситоцина вводят в кровь животного (яремную вену). С кровью гормон достигает альвеол вымени, вызывает дополнительное сильное сокращение миоэпителия и выведение молока в цистерну, откуда его выдаивают.

Остаточное молоко содержит много жира (до 12 %), в котором много низкомолекулярных летучих жирных кислот: масляной, капроновой, каприловой. В остаточном молоке содержится больше белковых фракций, переходящих в молоко из крови без изменений, меньше лактозы. Такой состав остаточного молока свидетельствует о незавершенности в образовании специфических компонентов молока. Остаточное молоко как бы промежуточный продукт синтеза молока, оно необходимо для поддержания процесса молокообразования. Вместе с тем задержка в альвеолярно-протоковом отделе большого количества молока ведет к уменьшению интенсивности образования молока.

Оптимальным количеством остаточного молока является объем, равный не более 5 % от всего молока в молочной железе перед дойкой. Следовательно, чем полнее выдаивается корова, тем интенсивнее образование молока в молочной железе.

Глава XVIII

ПОДДЕРЖАНИЕ ОПТИМАЛЬНОЙ СТРУКТУРНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КЛЕТОК ТКАНЕЙ ОРГАНОВ

Клетки тканей органов определенным образом организованы структурно-химически и функционально.

Структурно-химическая организация клеток включает более 600 веществ: аминокислоты, глюкоза, жирные кислоты, белки, жиры, углеводы, макро- и микроэлементы, витамины, вода, ферменты, биологически активные вещества (медиаторы, гормоны и др.). Такая организация клеток поддерживается за счет генома (совокупность генов в гаплоидном наборе хромо-

сом находится в ДНК ядра клеток). ДНК взаимодействует с ферментами, обеспечивая постоянный обмен в клетке, клеточные процессы.

Клетки объединяются в ткани. Такое объединение происходит за счет дифференциации клеток, распределения ролей разных клеток (одни выполняют специфическую роль, другие обеспечивают их материалом, третьи вырабатывают биологически активные вещества, стимулирующие или угнетающие деятельность клеток этой ткани).

Ткани объединяются в органы. Структура органов поддерживается за счет дифференциации тканей, распределения ролей тканей в органе при объединении. Взаимодействие тканей в органе при объединении осуществляется благодаря биологически активным веществам, за счет местных нервных образований.

Органы объединяются в системы органов. В системе органов также идет дифференциация органов, в которой каждый орган имеет свою роль. Взаимосвязь органов в системе органов обеспечивается гормонами и нервной системой.

Системы, объединяющие клетки, ткани и органы для поддержания их структурно-физиологической организации, называют *морфо-физиологическими*.

Системы, объединяющие органы для осуществления конкретных приспособительных реакций, обеспечивающие постоянство физиологических констант, называются *гомеостатическими*.

Структурный гомеостаз клеток (информационный, или негэнтропийный гомеостаз) обеспечивается за счет энтропии (распада веществ клетки) и негэнтропии (синтеза веществ клетки). Структурная и химическая организация клетки обеспечивается за счет оптимального взаимодействия этих процессов. Оно возможно при условии, что в клетки поступают питательные вещества и биологически активные вещества — их называют *информацией окружающей среды*.

Все клетки и ткани являются открытыми системами. Внешняя информация должна взаимодействовать с внутренней, с геномом. Длительный недостаток или избыток тех или иных веществ вызывает нарушение структурно-химической организации, структурного гомеостаза клеток. Для его нормализации необходимо восстановление оптимального соотношения биологически активных веществ, регуляторных влияний.

У высокоорганизованных организмов все процессы, протекающие в клетках, подчинены процессам в органах, а процессы в органах — процессам в системе. Морфофункциональные системы подчинены гомеостатическим, гомеостатические — более совершенным нервно-динамическим.

Глава XIX

ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ



Физиологическая адаптация — совокупность процессов наследственных и развивающихся в течение индивидуальной жизни животного, обеспечивающих возможность жизнедеятельности в измененных условиях среды и в условиях, ранее не совместимых с жизнью.

Физиологическая адаптация обеспечивается генетическими, сформированными механизмами, и формирующимися в процессе индивидуальной жизни при определенных условиях.

Генетическая программа адаптации организма предусматривает не заранее сформировавшийся механизм, а возможность его формирования под влиянием среды. До начала действия фактора, к которому происходит адаптация, в организме нет готового, вполне сформировавшегося механизма, обеспечивающего совершение приспособления, а имеются только генетически детерминированные предпосылки для формирования такого механизма. Реализуются только те адаптационные реакции, которые жизненно необходимы.

Факторы окружающей среды, к которым необходима адаптация, разнообразны: физическая нагрузка, высотная гипоксия, высокая и низкая температура, сильный свет, излучение, высокое и низкое барометрическое давление, магнитное поле, шум, загрязнение воздуха, вода, корм, действие соперника, опасность и др.

Развитие адаптационных реакций приводит к тому, что организм приобретает новое качество, навык, устойчивость, тренированность и не может быть поврежден тем фактором, к которому приобретена адаптация. Адаптационные реакции предупреждают повреждение организма, составляют основу естественной профилактики.

Адаптация относительно специфична. Повышение резистентности к одному фактору нередко имеет в своем составе компоненты, которые могут повышать резистентность организма к действию других факторов. Так, адаптация к физическим нагрузкам повышает устойчивость организма к гипоксии, адаптация к болевому воздействию увеличивает резистентность к ионизирующему излучению.

По эколого-генетической классификации адаптацию подразделяют на индивидуальную, популяционную, видовую.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АДАПТАЦИИ

Индивидуальная фенотипическая адаптация. Развивается у животных по определенным закономерностям.

На действие чрезвычайного фактора организм отвечает с р о ч н о й , но несовершенной *адаптационной реакцией* непосредственно после начала действия раздражителя. Она реализуется на основе готовых, ранее сформировавшихся физиологических механизмов. На болевое раздражение эта реакция проявляется бегством, на действие холода — увеличением теплопродукции, на действие высокой температуры — увеличением теплоотдачи. При этом деятельность организма может протекать на пределе его физиологических возможностей, при полной мобилизации функционального резерва. Она может далеко не в полной мере обеспечить необходимый адаптационный эффект.

Долговременная адаптация на основе многократной реализации срочной адаптации возникает постепенно. В итоге постепенного количественного накопления каких-то изменений организм приобретает новое качество — из неадаптированного превращается в адаптированный, устойчивый к холоду, теплу, большим дозам ядов и др. Переход от срочной адаптации к долговременной делает возможной жизнедеятельность организма в новых условиях.

Срочная и долговременная адаптация осуществляются при участии нервно-гормональных механизмов целого организма.

Срочная адаптация проявляется стресс-реакцией на нарушение гомеостаза, вызванного действием раздражителя. Действие раздражителя вызывает значительное возбуждение высших вегетативных центров и, как следствие, возбуждение симпатической и гипоталамико-адреналовой систем, возбуждение щитовидной железы и других желез. В крови возрастает концентрация катехоламинов и глюкокортикоидов, тиреоидных гормонов. Адреналин, норадреналин, кортизол, кортикостерон, трийодтиронин, тироксин обладают широким диапазоном действия: мобилизуют энергетические и структурные ресурсы организма, учащают и усиливают сокращения сердца; повышают концентрации глюкозы, жирных кислот и аминокислот, кислорода в крови и тканях; суживают сосуды брюшной полости и расширяют сосуды активных мышц; повышают синтез белков-ферментов в печени. Перераспределяются освобожденные ресурсы. В сердце и скелетных мышцах возникает выраженная активация синтеза нуклеиновых кислот и белков, в мышечных клетках увеличивается масса митохондрий. Структурные изменения усиливают мощность систем, ответственных за адаптацию. Это и составляет основу перехода от срочной адаптации к долговременной. Увеличение количества информационной РНК приводит к увеличению количества программированных этой РНК рибосом и полисом, в которых интенсивно протекает

процесс синтеза клеточных белков. Усиливаются функции клеток систем, ответственных за адаптацию.

В результате накопления определенных структур в клетках формируется системный структурный след, который и составляет основу длительной адаптации. Этот структурный след на уровне нервной регуляции проявляется в гипертрофии нейронных центров, повышении в них активности дыхательных ферментов, в понижении возбудимости (адаптации) рецепторов и нейронов к действию раздражителя. На уровне эндокринной регуляции структурный след проявляется в гипертрофии коркового и мозгового вещества надпочечников. На уровне исполнительных органов — в гипертрофии, увеличении митохондрий в клетках, гипертрофии клеток. Усиливается мощность систем кровообращения и дыхания, аэробная мощность организма, возрастает использование пирувата в митохондриях, жирных кислот, повышается реактивность на действие гормонов, медиаторов.

Характерной особенностью систем, ответственных за адаптацию, является высокая экономичность функционирования, снижение потребления кислорода и субстратов окисления, меньший распад структур. Адаптация стимулирует синтез АТФ, предотвращает дефицит АТФ и его повреждающее действие.

В организме появляется возможность преимущественного структурного обеспечения доминирующих систем адаптации за счет его других систем. По мере формирования системного структурного следа и устойчивой адаптации нарушения гомеостаза постепенно исчезают, исчезает и стресс-реакция.

При действии необычайно сильного и неотвратимого безусловного раздражителя — холода, голода, боли, непосильной нагрузки возникает ситуация «непреодолимой трудности». Отсутствие возможности реализовать адаптацию приводит к тому, что нарушается гомеостаз. Длительным оказывается возбуждение симпатической и гипоталамико-адреналовой систем. Продолжительное действие катехоламинов и глюкокортикоидов вызывает самые различные повреждения — стрессорные заболевания. Однако, существует возможность использования механизма повышения резистентности организма и предупреждения стрессорных повреждений органов. Главную роль в механизме этой самозащиты играет стресс — лимитирующие системы головного мозга.

Многократное повторение коротких и не слишком интенсивных стрессорных воздействий обеспечивает мобилизацию резервов организма и повышение его резистентности к тяжелым длительным стрессорным воздействиям, блокирует ключевое звено повреждения — активацию перекисного окисления липидов (ПОЛ), свободнорадикальные продукты которого вызывают разрывы в молекулах ядерной ДНК и гибель клеток, предупреждает истощение резерва гликогена.

В центральной нервной системе роль ограничителя стресс-реакции играет ГАМК-ергическая система и ее конечный продукт — тормозной медиатор — гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), обладающая тормозным действием пре- и постсинаптическим. Она локализована в черной субстанции, хвостом ядра, бледном шаре. ГАМК действует самостоятельно: тормозит, ограничивает стресс-реакцию, уменьшает активацию адренергической и гипоталамическо-адренальной систем. Такое же участие в ограничении стресс-реакции принимают энкефалины (образуются в коре больших полушарий, мозжечке, стриатуме и надпочечниках) и β -эндорфин (образуется в гипоталамусе).

Помимо этих опиоидных пептидов в ограничении стресс-реакции принимает участие нанопептид — пептид дельта-сна (ПДС), образующийся в интралатеральных ядрах таламуса. Его относят к эндогенным регуляторам функционального состояния серотонинергической и катехоламинергической систем мозга.

Такого рода механизмы ограничения стресс-реакции организма широко представлены на уровне клеток и тканей. Один из них обеспечивает уменьшение в клетках количества ненасыщенных жирных кислот, являющихся субстратом перекисного окисления липидов, а второй обеспечивает индуцирование синтеза антиоксидантных ферментов — каталазы, глутатион пероксидазы — и тем самым повышает резистентность ткани к индуктору перекисного окисления липидов.

Роль факторов ограничения стресс-реакции играют аденозин, простагландины, являющиеся вазодилататорами.

Адаптация к физическим нагрузкам. При физических нагрузках активируется синтез нуклеиновых кислот и белка в нейронах двигательной системы, вырабатываются новые двигательные навыки, активируются гипоталамо-гипофизарно-адреноргическая и адренергическая системы. Длительная адаптация сопровождается меньшей активацией нервной и гормональной систем. В мышцах повышается содержание миоглобина, развивается капиллярное русло, быстрые мышечные волокна постепенно становятся медленными, возрастает число мобилизованных моторных единиц, увеличивается приток крови, наращивается масса мышечных волокон, митохондрий в них, активность АТФ-азы, усиливается вентиляция легких, перестраивается обмен веществ.

Адаптация к гипоксии. Происходит четыре уровня координированных приспособительных реакций в ответ на гипоксию.

1. Гипервентиляция легких; гиперфункция сердца.
2. Расширение артерий и капилляров мозга, сердца; увеличение количества эритроцитов, способности клеток утилизировать кислород.
3. Усиление образования АТФ.
4. Активизация анаэробного ресинтеза АТФ.

Адаптация к холоду. Все реакции организма направлены на снижение теплоотдачи и повышение теплообразования. Происходит спазм периферических сосудов, усиление кровотока в скелетных мышцах, повышение артериального давления, систолического объема кровотока, увеличение активности метаболизма, увеличение волосного покрова, утолщение подкожного жирового слоя, термогенез, не связанный с распадом АТФ, повышение продукции катехоламинов, глюкокортикоидов и тироксина, трийодтиронина, увеличение числа митохондрий.

Адаптация к высокой температуре. Развивается путем повышения эффективности теплоотдачи и снижения теплопродукции.

Адаптация пищеварительной системы. В зависимости от условий питания и свойств пищи происходят функциональные и органические изменения в пищеварительном тракте. Функциональные изменения проявляются в виде гиперсекреции, но в дальнейшем происходит понижение ее активности. При адаптации к качеству пищи изменяется активность ферментов. Длительное поступление богатой белками пищи приводит к увеличению количества белковых ферментов в желудочном и поджелудочном соке. Происходит усиление амилазной активности при углеводной диете и липазной активности при жировой диете.

Видовая адаптация. Формируется в процессе эволюции.

Популяционная — в процессе формирования популяции, путем отбора более приспособленных генотипов к условиям окружающей среды.

В зависимости от перестройки деятельности адаптационных систем различают следующие адаптации: болевая, вкусовая, зрительная, обонятельная, слуховая, тактильная, температурная, психическая. В зависимости от фактора, к которому формируется адаптация, различают следующие адаптации: к высоте, к токсическому веществу, к машинному доению, к групповому содержанию, трудовая, профессиональная. В зависимости от перестройки строения и деятельности отдельных структур различают адаптации: рецепторов, нервных центров, органов.

Глава XX

ПРИРОДНЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ И РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА НА ИХ ДЕЙСТВИЕ



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Физиология изучает процессы и функции организма с учетом влияния на них отдельных факторов окружающей среды: лучистой энергии солнца, ионизирующих излучений, магнитного поля,

шума, температуры, барометрического давления, диоксида углерода, аммиака, озона, пыли, мочевины, азота. Организм отвечает на действие каждого фактора среды определенной реакцией.

Лучистая энергия Солнца. Это видимая радиация — световой поток (0,400...0,760 мкм); ультрафиолетовое излучение (0,185...0,390 мкм); инфракрасное излучение (от 0,770 мкм).

Видимый световой поток. Оказывает на организм специфическое действие — стимулирует деятельность нервной системы и желез внутренней секреции, повышает силу процессов возбуждения и торможения, концентрацию гормонов в крови, регуляторные влияния их на деятельность периферических исполнительных органов, активизирует процессы катаболизма и анаболизма, повышает скорость роста, продуктивность, репродуктивную функцию. Такое действие выражено особенно проявляется летом при пастбищном содержании животных, зимой при ежедневном пребывании в течение нескольких часов в загоне. Удлинение светового дня зимой до 14...18 ч (100 лк) в свинарниках способствует раннему наступлению течки, полового возбуждения и охоты, увеличению численности приплода у свиноматок.

Продолжительное пребывание в темноте задерживает рост молодняка. Негативное действие на организм оказывает и длительное световое воздействие: у лошадей и овец наблюдаются недоразвитость, укорочение продолжительности беременности.

Ультрафиолетовое излучение. Действуя на организм, вызывает бактерицидный эффект, образование витамина Д в коже, способствует нормализации обмена веществ, повышает молочную продуктивность, содержание жира в молоке. Механизм влияния на обменные процессы рефлекторно-гормональный.

Инфракрасное излучение. Создает тепловой эффект и тем самым благотворно влияет на все процессы в организме.

Ионизирующие излучения. Возникает в процессе распада ядер радиоактивных элементов. При распаде ядер образуются: α -частицы, состоящие из двух протонов и двух нейтронов (поток ядер гелия); β -частицы — ток электронов или позитронов (поток многоэнергетических электронов); γ -излучение — электромагнитные волны.

В природных условиях естественный фон создают излучения радиоактивных изотопов урана, радия и других элементов, рассеянных в атмосфере, гидросфере и литосфере. Ионизирующее излучение — это естественный фактор окружающей среды, поэтому в оптимальных дозах оно положительно влияет на организм животного, стимулируя его; доза 20 мкР/ч является необходимым фактором поддержания активности систем организма.

Ионизирующее излучение, действуя на организм, вызывает образование веществ с высокой химической активностью, свободных атомов и радикалов — Н, ОН, NO_2 , H_2O_2 . Большие дозы из-

лучения вызывают различные денатурационные изменения — разрыв наименее прочных связей, отрыв радикалов, деполимеризацию, подавление активности ферментных систем.

Ионизирующие излучения обладают очень высокой биологической активностью. Малые дозы ионизирующего излучения стимулируют рост и развитие организма животного. Большие дозы способны вызвать ионизацию любых химических соединений, субстратов, образование активных радикалов и этим индуцировать длительно протекающие реакции в живых тканях. Поэтому в результате биологического действия радиации, как правило, нарушается течение нормальных биохимических процессов с последующими функциональными и морфологическими изменениями в клетках и тканях животного.

Механизм действия излучений на животный организм очень сложный и пока до конца не выяснен. Однако у разных видов излучений он в основном одинаковый, начиная от исходных актов поглощения и переноса энергии излучения через первичные радиационно-химические процессы и кончая патолого-физиологическими и патолого-морфологическими изменениями в облученном организме.

Особенности биологического действия радиации заключаются в следующем: во-первых, у животных отсутствуют специальные анализаторы для восприятия излучения, т. е. они не ощущают его действия и, во-вторых, оно в основном связано с формой передачи энергии клеткам и меньше зависит от ее количества.

В механизме действия можно выделить условно два этапа. Первый этап определяется как первичное (непосредственное) действие излучения на биохимические процессы, функции и структуры органов и тканей. Второй этап — опосредованное действие, которое обуславливается нейрогенными и гуморальными сдвигами, возникающими в организме под влиянием радиации.

Радиочувствительность животных весьма многообразна и определяется параметрами излучения и особенностями организма. Она зависит от возраста, пола, упитанности и других факторов (вида, условий содержания, кормления, индивидуальных внутривидовых особенностей, климата, сезона года и др.).

Клетки одного и того же органа имеют неодинаковую радиочувствительность и неодинаковую способность к регенерации. Органы по функционально-биохимическим признакам, определяющим сорбционный показатель тканей, выявляемый при их витальном окрашивании, можно распределить по радиочувствительности в следующей последовательности: большие полушария и ствол головного мозга, мозжечок, гипофиз, надпочечники, семенники, тимус, лимфатические узлы, спинной мозг, желудочно-кишечный тракт, печень, селезенка, легкие, почки, сердце, мышцы, кожа и костная ткань.

По морфологическим признакам развивающихся пострадиационных изменений органы разделяют на группы:

чувствительные к действию ионизирующего излучения: лимфатические узлы, лимфатические фолликулы желудочно-кишечного тракта, красный костный мозг, вилочковая железа, селезенка, половые железы;

резистентные к действию ионизирующего излучения: печень, легкие, почки, мозг, сердце, кости, сухожилия, нервные стволы и др. Первичные морфологические изменения в них возникают при облучении дозой 100 Р и более.

Из-за различной чувствительности органов необходимо учитывать, облучалось ли все тело равномерно, либо часть его, или организм получил общее неравномерное облучение. Общее равномерное облучение вызывает наибольший радиобиологический эффект. Экранирование при облучении даже небольшого участка повышает устойчивость организма к воздействию радиации.

При определенных условиях результат облучения может быть стимулирующим, угнетающим и летальным. Стимулирующее действие ионизирующие излучения оказывают при облучении биологических объектов малыми дозами. Значения малых доз для каждого вида биологических объектов меняются в зависимости от степени радиочувствительности последних и существенно зависят от мощности дозы облучения.

Действие радионуклеидов, попадающих внутрь организма, в принципе не отличается от действия внешних источников ионизирующего излучения. Их особенность заключается лишь в том, что они, включаясь в обмен веществ, могут длительное время оставаться в тканях. Активность радионуклеидов нельзя погасить никакими химическими или физическими средствами.

Биологическая эффективность радиоактивных элементов определяется физическими (доза, период полураспада, вид и энергия излучения) свойствами радиоактивных изотопов, видовой и индивидуальной радиочувствительностью животных.

Животные в пищевой цепочке человека служат звеном, уменьшающим радиационную опасность, так как обладают способностью к фильтрации и «захвату» в «ловушку» радиоактивных нуклидов и таким образом несколько снижают поступление последних в организм человека с пищей.

Магнитное поле. Связано с вихревыми электрическими токами в жидком ядре Земли, с токами в ионосфере. Магнитное поле постоянно. Возрастание солнечной активности приводит к магнитным бурям. Искусственное магнитное поле создается радио- и телепередатчиками, радиолокационными установками, высоковольтными линиями. Магнитное поле является пространственно-временной координатой для мигрирующих животных.

Геомагнитное поле необходимо для поддержания физико-био-

химических свойств тканей. Оно способствует синхронизации процессов жизнедеятельности, стимулирует функции органов путем повышения активности ферментов и нормализации проницаемости клеточных мембран.

Магнитные бури оказывают на организм негативное влияние, вызывают повышение тонуса симпатического отдела нервной системы, изменение гормонального статуса и как следствие — расстройство деятельности органов, подавление активности иммунной системы. Такие же реакции организма вызывают магнитные поля промышленной частоты.

Шум. Негативный фактор производственной среды. Источники его — работающие двигатели, компрессоры, насосы, дробилки и др. Сильные шумы (выше 70 дБ) травмируют нервную систему, слуховые рецепторы, перенапрягают тормозные процессы, вызывают утомление нервной системы и как следствие — понижение пищевой возбудимости, секреторной деятельности пищеварительных желез, повышение частоты сердечных сокращений, лейкоцитоз, подъемы температуры тела, снижение разовых удоев.

Наибольшая чувствительность слуховой сенсорной системы составляет 1000...3000 Гц, 10...50 дБ.

Оптимальный шумовой фон является естественным фактором поддержания активности ретикулярной формации и как следствие — тонуса всех нервных центров.

Температура среды. Для каждого вида и возраста животных своя оптимальная температура окружающей среды.

Температуры (холод и тепло) ниже и выше оптимальных величин, действуя на организм, вызывают три группы реакций: включение механизмов теплорегуляции; адаптационные изменения функции органов; формирование структурного следа и устойчивые состояния и деятельность органов в данных условиях окружающей среды.

На действие холода в организме увеличивается теплопродукция и уменьшается теплоотдача. Происходит спазм периферических сосудов, повышается кровоток во внутренних органах и мышцах, сердечный выброс и давление крови. Активируется симпатoadреналовая система, повышается содержание адреналина и норадреналина в плазме крови. Усиливается секреция кортикостероидов, гормонов щитовидной железы, снижается секреция антидиуретического гормона, увеличивается диурез, выведение натрия. Возрастает теплопродукция в мышцах, во внутренних органах, мобилизация жира из бурой жировой ткани, углеводов. Увеличиваются свободное окисление жирных кислот, насыщенность крови кислородом, концентрация глюкозы. Изменяется поведение животного.

Долговременная адаптация связана с системным изменением метаболизма, структуры и функции — формированием структурного следа: понижается чувствительность к холоду рецепторов, ак-

тивность реагирующих на холод нейронов стволовых отделов мозга; увеличивается мощность и гибкость центральных механизмов терморегуляции — катехоламины обеспечивают разобщение дыхания и фосфорилирования и быстрое увеличение образования теплоты. Увеличивается мощность митохондрий на единицу массы тела. Повышается масса надпочечников и щитовидной железы. Гипертрофируется система энергообеспечения и транспорта кислорода. Увеличиваются толщина кожи, число волос на единицу площади кожи и их длина.

Реакции на действие высокой температуры среды проявляются расширением сосудов кожи, увеличением частоты сердечных сокращений, уменьшением кровотока в отдельных органах, снижением двигательной активности, повышением теплопродукции и теплоотдачи путем испарения, а позже снижением теплопродукции, активацией синтеза нуклеиновых кислот и белков в отдельных органах, связанных с обеспечением теплоотдачи — потовых и слюнных желез, повышением их функциональных возможностей, снижением потребления кислорода, уменьшением содержания РНК и белка в отдельных органах, снижением метаболизма. В начале повышается активность симпатической иннервации, надпочечников и щитовидной железы, позже активность их уменьшается, развивается гиперфункция щитовидной железы и надпочечников.

Адаптационные изменения функций органов до устойчивой адаптации выражаются снижением секреторной деятельности пищеварительных желез, активности ферментов, всасывательной деятельности кишечника.

Барометрическое давление. Понижение барометрического давления вызывает увеличение количества эритроцитов и гемоглобина в крови, частоты и глубины дыхания, рН до 7,8 и повышение активности тканевых ферментов.

Воздушная среда. В воздухе кроме кислорода (20,97 %), диоксида углерода (0,03 %), азота (79 %) присутствуют другие газы, а также взвешенные посторонние частицы. Поэтому принято говорить о загрязнении воздуха. Загрязненность воздуха диоксидом углерода (CO_2), оксидом углерода (CO), аммиаком (NH_3), пылью и другими агентами обусловлена местом нахождения животного — город, пригород, село и др.

Загрязнение атмосферы диоксидом углерода вызывает у животных учащение дыхания, связанное с повышением возбудимости дыхательного центра, увеличение числа сердечных сокращений. Токсическое действие проявляется в беспокойстве, возбуждении, дрожи, а позже в сонливости.

Загрязнение атмосферы оксидом углерода ведет к проявлению у животных признаков кислородного голодания. При содержании в воздухе 0,1 % CO эти признаки проявляются через 30...60 мин. Окись углерода, соединяясь с гемогло-

бином, образует карбоксигемоглобин. В таком состоянии гемоглобин не может служить переносчиком кислорода, снижается кислородная емкость крови, нарушаются процессы окисления и деятельность нервной системы.

Загрязнение атмосферы аммиаком вызывает раздражение слизистых оболочек дыхательных путей. Повышение концентрации аммиака в воздухе животноводческого помещения выше 0,026 % вызывает проявление этих признаков. Попадая в кровь, он вызывает превращение гемоглобина в гематин. Аммиак вначале возбуждает центральную нервную систему, а затем подавляет ее активность, может вызвать парезы и параличи, понижает резистентность организма; снижает продуктивность животных.

Озон в природных концентрациях обладает стимулирующим действием на организм, повышает устойчивость к холоду, действию токсических веществ, содержание гемоглобина, фагоцитарную активность лейкоцитов. Допустимая доза составляет 0,1 мг/м³; большие концентрации вызывают отек легких.

Пыль с примесью неорганических веществ, газо- и паровых веществ вызывает раздражение слизистых оболочек дыхательных путей, повышение секреторной активности эпителия слизистой, чиханье, кашель, иногда отек легких, снижает барьерную роль слизистой оболочки. При длительном воздействии нарушается сопротивляемость животного, в крови увеличивается количество лейкоцитов, снижается продуктивность.

Мочевина и повышенное содержание нитратов в кормовых культурах вызывают сдвиг рН содержимого рубца у жвачных животных в щелочную сторону, увеличивают концентрацию свободного аммиака. Нитраты могут переходить в нитриты. Нитриты более чем в 10 раз токсичнее нитратов.

Нитраты и нитриты блокируют геминные железо-содержащие дыхательные ферменты, переводя двухвалентное железо в трехвалентное (в гемоглобине крови, миоглобине мышц). Ферментные системы теряют способность транспортировать кислород. В крови образуется метгемоглобин, возникает гипоксия. Нарушается функция центральной нервной системы, угнетается сосудодвигательный центр.

Глава XXI ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ



Предмет, цель, задачи, связь с другими науками и методы этологии. Этология (от греческого *ethos* — привычка, нрав, поведение и *logos* — учение) — система достоверных знаний биологических основ, закономерностей и механизмов поведенческих актов животных.

Целенаправленная деятельность организма для удовлетворения тех или иных биологических потребностей называется *поведенческим актом*.

Этология является одним из важнейших разделов биологических наук. Она изучает все направления поведенческих актов животных, взаимосвязи и изменения их в разных условиях окружающей среды и при различном состоянии организма. Этология изучает видовое и индивидуальное развитие поведенческих актов, изменение и приспособление их к постоянно меняющимся внешним условиям, физиологические механизмы, лежащие в основе поведенческих актов.

Конечной целью этологии является такое глубокое познание поведенческих актов и их физиологических механизмов, которое обеспечило бы возможность направленного изменения их в желаемом направлении, разработки научно обоснованных технологий ведения отрасли, повышения приплода и сохранности его, экономии трудовых затрат при проведении комплексных зоотехнических и ветеринарных мероприятий, рационального использования пастбищ, кормов, получения высоких показателей продуктивности, избежания потерь животных в экстремальных условиях. Соответственно конечной цели этология решает множество разнообразных задач для достижения этой цели.

Этология тесно связана с рядом областей знания, базируясь в своих исканиях на данных одних наук и являясь в свою очередь основой для развития других наук. Она опирается на общую биологию, зоологию, эволюционное учение, физиологию, психологию, генетику, экологию. Достижения этологии постоянно используются зоотехнией и ветеринарией, где для нее широкое поле приложения. Зоотехния и ветеринария, в свою очередь, пополняют этологию чрезвычайно ценными данными.

Изучение отклонений в поведении животных при неадекватных условиях кормления, содержания и эксплуатации животных, заболеваниях животных способствует пониманию роли отдельных факторов в определении поведения животных, механизмов многих нормальных поведенческих актов.

Этология изучает поведение животных методами наблюдения и регистрации, а механизмы поведенческих актов — физиологическими методами.

Краткая история этологии. Основоположник этологии английский зоолог Д. Сподинг (1872) впервые описал у только что вылупившихся цыплят явление запечатления. В России первым исследователем поведения (инстинктов) был зоолог В. А. Вагнер (1910—1913). Основоположники современной этологии К. Лоренц (1970) и Н. Тинберген (1975) основали школу объективного изучения поведения животных непосредственно в природе.

И. П. Павлов (1903), применив метод условных рефлексов, выявил основные закономерности условно-рефлекторной деятель-

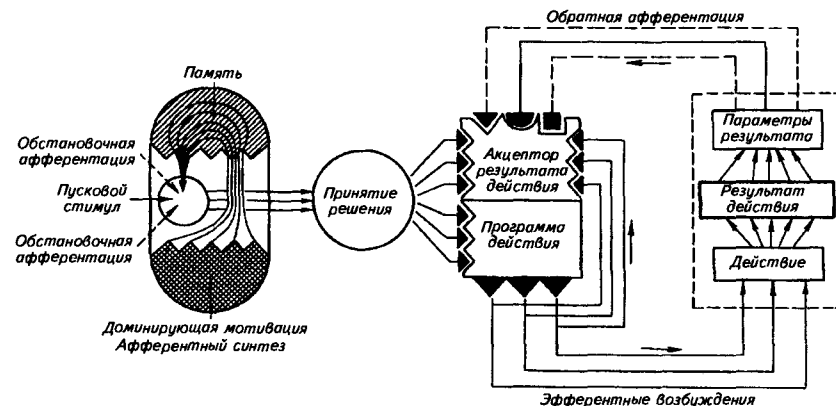


Рис. 63. Схема функциональной системы, обеспечивающей сложный поведенческий акт (по П. К. Анохину)

ности и создал учение о высшей нервной деятельности (поведении). И. С. Бериташвили (1975) сформировал концепцию о психической деятельности. Приоритет в разработке рассудочной деятельности животных принадлежит Л. В. Крушинскому (1993).

Принципиально новым в изучении поведения стал подход с позиций теории функциональных систем, созданной П. К. Анохиным (1968) (рис. 63).

ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННАЯ АДАПТИВНАЯ ФОРМА ПОВЕДЕНИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ ВРОЖДЕННЫМИ МЕХАНИЗМАМИ

Поведенческие акты являются результатом формирования в организме поведенческих функциональных систем — объединения различных по сложности структур и процессов в целях осуществления поведенческого акта. Одни системы генетически обусловлены, обеспечивая инстинктивные формы поведения — инстинкты. Другие системы формируются в процессе индивидуальной жизни животных. Благодаря образованию условных рефлексов в процессе жизни в зависимости от условий формируются более сложные нервно-динамические детерминантные поведенческие функциональные системы. По каждому конкретному поводу организм, чтобы обеспечить выживание и комфорт, формирует новые взаимосвязи между отдельными структурами, органами, процессами, новое индивидуальное поведение. Еще более сложные по механизму организации формы поведения связаны со способностью животных улавливать простейшие законы взаимосвязи с предметами, явлениями и использовать их при построении программы адаптивного поведения.

Закономерности формирования генетически обусловленных поведенческих функциональных систем выявлены исследованиями П.К. Анохина (1935). Им были вскрыты узловые звенья и механизмы деятельности функциональной системы: пусковой афферентации, центральное, эфферентное, периферических исполнительных органов, обратной афферентации о параметрах приспособительной реакции с акцептором результатов действия. Поведенческая реакция связана с формированием программы действия в центральном звене — нервном центре в процессе анализа и синтеза поступившей туда информации о изменившихся условиях внешней или внутренней среды, накоплением в нервном центре «специфической энергии». Программа действия через эфферентные нервные проводники и путем изменения гормонального статуса поступает к периферическим исполнительным органам и вызывает то или иное поведение, направленное на удовлетворение определенных побуждений, потребностей, поддержание гомеостаза. Рецепторы звена обратной афферентации воспринимают параметры приспособительной реакции, по афферентным проводникам передают эту информацию в акцептор действия. Акцептор результатов действия в нервном центре сличает реальные результаты с предсказанными, с программой действия.

Обычно разрядке нервного центра от накопившейся «специфической энергии» препятствует некий тормозной механизм — «замок» (К. Лоренц, 1947). Под действием специфических, ключевых (релизеров) раздражителей приходит в действие так называемый врожденный размыкательный (разрешающий, пусковой) механизм, который устраняет торможение и способствует разрядке соответствующего центра, проявляется действие программы, заканчивающееся приспособительной реакцией. Каждый вид животных обладает своим набором движений.

Раздражения мозга, вызывающие изменение поведения, представляют собой пусковой акт. Центральное звено системы представляет констелляции (совокупности, ансамбли) нейронов, которые отвечают за определенный шаблон («паттерн») поведения. Регулирующая роль принадлежит почти всем отделам центральной нервной системы — продолговатому мозгу, среднему мозгу, ретикулярной формации, промежуточному мозгу, лимбической системе, подкорковым ядрам, коре больших полушарий. Коровые нейроны являются важнейшими для регулирования последовательного включения определенных структур функциональной системы.

В лимбической системе формируются побуждения или биологические мотивации, которые обуславливают сложные инстинкты — пищевые, самосохранения, продолжения рода и др. В зависимости от локализации раздражаемой электрическим током структуры мозга наблюдаются элементарные реакции поведения или целостные сложные акты.

Онтогенетическое развитие функциональной системы происходит избирательно. Раньше созревают функциональные системы, их отдельные компоненты в той степени, которая необходима для осуществления приспособительной функции в условиях соответствующего возрастного периода. Избирательное и ускоренное по темпам развитие разнообразных по качеству и локализации структурных образований и процессов, которые, консолидируясь в целом, интегрируют полноценную функциональную систему, называется *системогенезом*. Избирательное и гетерохронное развитие структур и процессов организма не связано с равномерным созреванием органа как целого, может касаться лишь нескольких его структурных элементов, участвующих в широких центрально-периферических функциональных объединениях (П. К. Анохин, 1969).

ИНСТИНКТ

Инстинктом называется наследственный комплекс реакций на определенные воздействия, на определенные изменения условий внешней и внутренней среды, одинаковый у всех особей вида. Инстинкты — проявления поведенческих актов, обуславливаемых закрепленными эволюцией сложнейшими связями структур и процессов организма.

Реализация инстинкта представляет собой удовлетворение биологических потребностей.

Биологическая потребность — специфическая сила живых организмов, обеспечивающая их связь с окружающей средой для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем. Потребность иначе называется «побуждение», «мотивация», «драйв». Потребность проявляется и усиливается при ощущении недостатка в чем-либо, приобретает доминантный характер, вызывает действие, направленное на ее удовлетворение. Удовлетворение потребности и восстановление биологических констант называется «подкрепление».

Виды инстинктов. Соответственно потребностям различают следующие виды инстинктов:

вита́льные (направлены на выживание особи; неудовлетворение потребности ведет к гибели особи; реализация потребности не требует участия другой особи);

зоосоциальные, или ролевые (направлены на выживание вида, эффективное существование группы — «что хорошо виду, то хорошо и тебе»);

саморазвития (обращены в будущее, направлены на самосовершенствование рассудочной деятельности).

В и т а л ь н ы е и н с т и н к т ы — пищевой, питьевой, оборонительный (активный и пассивный), регулирования цикла «сон — бодрствование», экономии энергии (сил).

Зоосоциальные, или ролевые, инстинкты — половые (выбор партнера), родительские (разделение ролей отца и матери), территориальные (охрана зоны обитания для сохранения ресурсов жизнеобеспечения), эмоциональный резонанс (ускорение социализации — путь возникновения сопереживания, сочувствия, в конце концов — сознания), групповая иерархия (альтруистический эгоизм).

Инстинкты саморазвития — исследовательский, новизны, свободы, имитационный (подражательный), игровой.

Инстинкт осуществляется в ряд последовательных этапов: *подготовительный, поисковый, завершающий*.

Свойства инстинктов. Инстинктивные поведенческие реакции обладают высокой видовой специфичностью — комплексом фиксированных действий, генетически предопределенных центральной программой. Относительно простые («ключевые») стимулы только запускают стереотипную реакцию, но не определяют ее реализации. Возникают на специфические раздражители окружающей и внутренней среды организма. Передаются по наследству.

В процессе индивидуального развития организма инстинкты формируются и исчезают. Угасают в связи с развитием нервной системы, мозга и гормональной системы. Движущей силой инстинкта является потребность. Дозревают в постнатальный период, значительно увеличиваются связи между нейронами, возрастают роли раздражителя. Изменяются с возрастом. Требуют научения.

ПРИБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ НА ОСНОВЕ НАУЧЕНИЯ

В процессе жизни в зависимости от условий поведенческие реакции животных совершенствуются, усложняются, повышаются их приспособительные эффекты. Наследственные факторы — гены — не могут предопределить течение онтогенеза независимо от окружающей среды. Окружающая среда влияет на завершение становления инстинктов в постнатальном онтогенезе. В них быстро вплетаются приобретенные реакции — условные рефлексы. По каждому конкретному поводу организм, чтобы обеспечить выживание и комфорт, формирует новые взаимосвязи между структурами, органами и процессами, новые сложные нервно-динамические детерминантные функциональные системы, обеспечивающие новые индивидуальные поведения. Индивидуальный опыт поведения приобретается благодаря научению (П. К. Анохин, 1968; Э. А. Асратян, 1970; Л. Г. Воронин, 1970; А. С. Дмитриев, 1974; Д. Мак-Фарленд, 1988).

ФОРМЫ НАУЧЕНИЯ

Облигатное неассоциативное научение — это привыкание (ослабление), суммация (усиление), импринтинг, подражание, латентное научение, когда ассоциативных связей не образуется.

Факультативное ассоциативное научение определяют классические и инструментальные условные рефлексы. Когнитивное и произвольное научение — образное психонервное поведение, рассудочная деятельность, вероятностное прогнозирование.

ОБЛИГАТНОЕ НЕАССОЦИАТИВНОЕ НАУЧЕНИЕ

Привыкание (габитуация, от англ. *habit* — привычка). Постепенное уменьшение (ослабление), а затем и прекращение реакций на биологически незначимые агенты, реакций, вызываемых монотонно применяемыми идентичными дискретными стимулами. Изменение условий стимуляции приводит к восстановлению исходной силы реакции — дегабитации (отвыкание).

Суммация. Постепенное усиление реакции на многократно повторяющуюся биологически значимую стимуляцию.

Импринтинг (запечатление, от англ. *imprint* — оставлять след, запечатлевать, фиксировать). Врожденная реакция следования за движущимся (удаляющимся) объектом — матерью, предметом, животным, человеком. Благодаря импринтингу у новорожденного животного развивается привязанность к матери. Реакция следования является основой образования стадных отношений. У новорожденных животных период, в течение которого возможно запечатление, короткий и называется *критическим*; он продолжается от 8 ч до 4...5 сут (у собак между 3-й и 10-й неделями жизни). В течение критического периода меняется пластичность структур центральной нервной системы, формируются соответствующие сенсорные входы. Импринтинг развивается не только на зрительные, но и на слуховые, обонятельные и вкусовые раздражители.

Подражание (имитация). Врожденная реакция копирования поведенческих актов. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от одной генерации к другой (феномен «сигнальной», не генетической, наследственности), увеличивает возможности онтогенетических функциональных адаптаций. Способность животных воспроизводить рефлекторные акты других животных тем выше, чем выше эволюционное положение животных и степень их индивидуального развития.

У млекопитающих воспроизведение поведенческих актов начинается проявляться в игровом периоде. Копирование поведенческих актов (в том числе на сигналы благополучия и опасности) хорошо выражено у животных, ведущих групповой образ жизни. Путем

подражания молодые животные овладевают необходимыми навыками.

Латентное научение (от лат. *latentis* — скрытый). Поведенческая реакция на повторно предъявляемый индифферентный раздражитель, не подкрепляемый безусловным. На основе первого же знакомства со средой животное вырабатывает определенные «представления» (образы) о ее организации и использует их в качестве поведенческих тактик взаимодействия со средой с целью проверки, корректировки и дальнейшего их усовершенствования. Животное не начинает процесс обучения «с нуля» (И. С. Бериташвили, 1975).

ФАКУЛЬТАТИВНОЕ АССОЦИАТИВНОЕ НАУЧЕНИЕ

Врожденные формы поведения и индивидуально приобретенные развиваются у животных в тесной зависимости как от генотипа, так и условий содержания и эксплуатации. То или иное взаимодействие в различных соотношениях врожденных и условных рефлексов называется *унитарной реакцией*. В зависимости от изменившихся условий среды изменяется соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании унитарной реакции (Е. М. Каплан, О. Д. Цыренжалова, 1990; М. Е. Иоффе, 1991; С. Н. Хоютин, Л. П. Дмитриева, 1991).

Ассоциация (от лат. *associatio* — соединение). В психологии ассоциация означает связь между осознаваемыми и неосознаваемыми психическими процессами, которая образуется вследствие их совпадения во времени. Ассоциация — понятие, тождественное временной связи между той или иной сенсорной зоной и корковым представительством центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса, образующейся при выработке условного рефлекса.

Различают два основных типа условно-рефлекторного научения, различающихся по методике их выработки: классический условный рефлекс и инструментальный условный рефлекс.

Двигательный условный рефлекс является классическим, ассоциативным условным рефлексом.

Инструментальные условные рефлексы — это рефлексы, в которых осуществление двигательных реакций является обязательным условием для получения привлекающего безусловного раздражения или для избавления от неблагоприятного раздражения. Эти рефлексы служат животному инструментом для достижения подкрепления, удовлетворения потребности. Биологически полезный результат является подкреплением при выработке инструментального рефлекса.

Например, голодное животное находится в станке, за пределами станка на виду лежит корм. Животное производит множество движений к корму. Случайно

смешает запирающий механизм и выходит наружу. Если такое сочетание условий повторяется, то животное располагается вблизи запирающего механизма, смешает его и выходит наружу. У животного образовался инструментальный двигательный условный рефлекс.

Выработка инструментального условного рефлекса происходит при активации определенного центра, при определенной потребности. Инструментальный условный рефлекс — *условный рефлекс второго типа, оперативный условный рефлекс*.

Когнитивное и произвольное научение. Формирование инструментального условного рефлекса, очевидно, связано с когнитивной деятельностью, включающей в себя процессы научения и мышления. Животное узнает об отношениях между событиями, находящимися вне его контроля, и на этой основе формирует соответствующее поведение, а также может ассоциировать между собой события, не меняя при этом своего поведения. Когнитивная деятельность относится к мыслительным процессам, которые недоступны прямому наблюдению. Животные обладают механизмами обнаружения и узнавания причинных отношений, различают простую причинную связь между двумя событиями.

Животные могут научиться и тогда, когда два события не связаны между собой. Такую форму научения называют «приобретенной беспомощностью». Она замедляет будущее научение в аналогичных условиях.

Улавливание причинно-следственных отношений и способность оперировать этим при формировании программы адаптивного поведения являются проявлением элементарного мышления, рассудочной деятельности. Сложное поведение основано на развитии системы временных связей различного типа между нейронами различных структурно-физиологических образований центральной нервной системы, ассоциативных связей. Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений нейроны мозга объединяются в функциональные конstellляции аксодендритными разветвлениями.

На совершенствование психической деятельности направлены инстинкты саморазвития: исследовательский, новизны, свободы, имитационный, игровой. Инстинкт свободы — препятствие служит стимулом поиска ответной реакции. Исследовательский инстинкт и новизны обуславливаются потребностью в получении информации о новом предмете, явлении. Игровой инстинкт обеспечивает приобретение новых навыков поведения. Нормальная жизнедеятельность требует притока из окружающей среды не только веществ и энергии, но и информации.

При образовании инструментальных рефлексов и классического условного рефлекса проявляется перцептивное научение.

Перцептивное научение (перцепция от лат. *perceptio* — восприятие). Целостное, интегральное отражение отдельных предметов и

явлений внешнего мира, возникающее при воздействии раздражителей на рецепторы. Перцепция связана с деятельностью сенсорных систем и двигательной системы. Оpozнание предмета, явления включает память и активное ориентировочно-исследовательское поведение животного. Перцептивное научение представляет собой активный процесс научения, приобретенные изменения реакций на сенсорные стимулы в ходе повторных воздействий их без специального подкрепления.

Вероятностное научение. Важнейшим условием целенаправленных поведенческих реакций является способность животных прогнозировать предстоящие события в условиях неопределенности среды — вероятностное научение. Животное воспринимает ситуацию как неопределенную до тех пор, пока в результате поисковой активности не сформирует соответствующую субъективную модель событий окружающей среды. Вероятностное научение наиболее выражено у животных в начальный период условно-рефлекторного научения.

Ориентировочная реакция служит «посредником» связей в сенсорном предобусловливании — образовании связи между индифферентными раздражителями. Если животному несколько раз предъявляется один индифферентный раздражитель и через некоторый интервал времени другой, то затем условный рефлекс, выработанный на один из этих раздражителей, проявляется и на действие второго индифферентного раздражителя. Очевидно, что между двумя сенсорными зонами в коре больших полушарий, которые возбуждались двумя разными индифферентными раздражителями, образуется временная связь.

Научение инсайт. Инсайт (от англ. *incite* — озарение) — внезапное улавливание целостной структуры ситуации и принятие правильного решения, осуществление разумного поведения. Инсайт является врожденной способностью животного использовать приобретенный в течение жизни опыт для формирования программы поведения в новых внезапно создавшихся условиях. При формировании программы действия наряду с информацией с рецепторов используются возбуждения из аппарата памяти. Существенную роль в возникновении инсайта играет латентное обучение. Научение инсайт связано с деятельностью сенсорных зон коры, гипоталампа, миндалин, лимбикокортикальных связей.

ДЕТЕРМИНАНТЫ ПОВЕДЕНИЯ. СОСТАВЛЯЮЩИЕ ПОВЕДЕНИЯ. ЭМОЦИИ

Любая поведенческая программа строится на трех основных детерминантах: доминирующей мотивации, памяти и оценке текущей ситуации.

Мотивация. Повышенная активность отдельных мозговых структур, побуждающая животное совершать действия, направленные на удовлетворение ведущих биологических потребностей.

Память. Способность мозга сохранять временные нервные связи, доступные для извлечения (хранение информации). Память различают кратковременную и долговременную.

Кратковременная память — сохранение временных связей в течение относительно короткого времени. Постепенно затухающая после научения кратковременная память сосуществует с нарастающей долговременной памятью. В ходе этого сосуществования введенная в мозг информация (соответствующая временная связь) переходит из кратковременной памяти в долговременную память. Кратковременная память, по-видимому, связана с циркуляцией информации по кольцевым связям нейронов в головном мозге (лимбической системе).

Долговременная память — сохранение временных связей длительное время, соизмеримое с длительностью жизни особи. Долговременная память связана со стабильной реорганизацией межнейронных связей, реализующейся на основе метаболических процессов, протекающих в нервных клетках различных мозговых образований (синтеза специфического белка) при научении и в течение определенного времени после его завершения.

По происхождению и некоторым особенностям различают обрзную память, возникающую при однократном восприятии запоминаемой ситуации; условно-рефлекторную память, возникающую в ходе повторных сочетаний условного и безусловного раздражителей при выработке условного рефлекса; эмоциональную память, проявляющуюся в закреплении и последующем воспроизведении определенных эмоциональных состояний; свойственную только человеку словесно-логическую память.

К модально-специфическим видам памяти относятся: зрительная, слуховая, двигательная и др.

Память, в которой воплощен опыт, накопленный в ходе эволюционного развития, называется филогенетической, память, в которой воплощен индивидуальный опыт особи, — онтогенетической. Основу филогенетической памяти составляют врожденные (безусловные) рефлексы разной степени сложности. Основу онтогенетической памяти составляют выработанные в течение индивидуального развития условные рефлексы.

У животных хорошая память: лошади, крупный рогатый скот узнают людей, ухаживавших за ними, через 5...6 лет. Многие животные долго не забывают своих обидчиков.

Оценка текущей ситуации. Восприятие новых воздействий, их анализ и синтез, использование этой информации для коррекции программы действия. Ряд стереотипных циклов комплексов фиксированных реакций (действий) называется *таксами*. То или иное взаимодействие в различных соотношениях врожденных и условных рефлексов называется *унитарной реакцией*. Таксисы и унитарные единицы составляют форму поведения. Поведенческие реакции животных на воздействие раздражителей проявляются и в *эмоциях*: восторге, радости, дружелюбии, боязни, угнетении, горе, страхе, гневе, злобе, ярости, смелости, любопытстве, настороженности, привязанности, ревности, боли, удовольствии. Животные в сложных ситуациях плачут.

При проявлении различных эмоций животные изменяют положение головы, шеи, ушей, хвоста, волос, издают стон, визг, другие звуковые сигналы. Они могут кусать, лягаться, бодаться, топтаться на месте, рыть землю, бегать, прыгать. Всем домашним животным присуще чувство радости; глаза блестят от радости возбуждения.

Эмоция. Это отражение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности, которую субъект непроизвольно оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта (П. В. Симонов, 1981). Мозговые механизмы эмоций вовлекаются в процесс выработки условного рефлекса.

Для организации поведения в системе координат «потребности — вероятность их удовлетворения в окружающей внешней среде» необходимо взаимодействие четырех структур: передних отделов новой коры, гипоталамуса, миндалины, гипоталамуса. Все остальные образования мозга играют исполнительную или вспомогательную роль.

ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Различают врожденные, приобретенные, реактивные и когнитивные формы поведения. Любая из этих форм проявляется на трех уровнях: поведенческом (двигательном), системном, тканевом.

Пищевое поведение. Пищевое поведение — различные состояния двигательных и вегетативных реакций организма, связанные с поиском и приемом корма. Новорожденные млекопитающие с нормальным развитием (жеребята, телята, ягнята, козлята, поросята и др.) после облизывания матерью тянутся к вымени, активно сосут молозиво. Животные в течение выпаса активно в разное время дня поедают избирательно разные растения, удовлетворяя потребности организма в пище. Формирование пищевого поведения путем интеграции врожденных и приобретенных форм поведения происходит в течение всей жизни организма. Наиболее общим раздражителем, вызывающим пищедобывательную реакцию у незрелорождающихся детенышей, является теплая поверхность ма-

тери, у зрелорождающихся и взрослых животных — обонятельные, зрительные и слуховые раздражения.

Животные одни корма предпочитают, другие отвергают; корм поедают в течение определенного времени до насыщения, через различные интервалы времени.

Комфортное, гомеостатическое поведение. Комфортное поведение, как и гомеостатическое, связано с поддержанием оптимальных для организма условий существования.

Гомеостатическое поведение — обеспечивающее постоянство внутренней среды. Оно проявляется мочеиспусканием и дефекацией с предшествующими им свойственными каждому виду и полу животных ритуальными движениями.

Количество актов мочеиспускания и дефекации у каждого вида животных различное, при этом выделяются различные количества мочи и кала. Животные отыскивают и поедают в первую очередь те травы, корма, которые содержат необходимые для организма вещества.

Комфортное поведение — различные сочетания двигательных реакций, связанные с поиском и созданием комфортных внешних условий (переход в тень или на припек в зависимости от температуры, в укрытие, на сухую или влажную, гладкую, мягкую поверхность, в теплое помещение или в выгульный двор), устранением действий неблагоприятных факторов (облизывание, почесывание, купание и т. д.), стремлением к возвращению домой (англ. «хоуминг»), выпасному участку, месту отдыха, на свою территорию. Все они так или иначе связаны с обеспечением гомеостаза.

Пассивное или активное оборонительное поведение. Пассивное оборонительное поведение проявляется у животных специфическим образом. Животным свойствен рефлекс осторожности, который проявляется настороженностью, пугливостью, прятанием, оцепенением, неподвижностью, затаиванием. Оказавшись в опасной ситуации, животные быстро ориентируются в ситуации и осуществляют целесообразную оборонительную поведенческую реакцию в разном виде. Так, лошади не «желают» входить в станок, вагон. Очень распространена пассивная поведенческая реакция — бегство (отступление) животных от опасности.

Активное оборонительное поведение у животных обычно обнаруживают по хорошо заметным признакам: изменению позы, положения головы, ушей, мышц морды, хвоста. Лошади могут фыркать, ржать, взвизгивать. Быки издают приглушенный рев. Большинство животных, попадая в ситуацию, при которой необходима оборона, выбирают тактику нападения на противника.

Сенсорные системы животных тонко воспринимают и анализируют информацию из внешнего мира. Домашние животные улавливают предвестники тектонических катастроф, запахи, похолодание и реагируют определенной оборонительной поведенческой реакцией. Отказываются поедать корм, пить воду, если от кормушки, ведер пахнет нефтью, креолином, лизолом. Спасаются бегством, когда почувствуют запахи или звуки, издаваемые зверями.

Исследовательское поведение. Многим животным свойствен инстинкт новизны. При новом необычном явлении у животных вначале проявляется рефлекс биологической осторожности, а затем исследовательское поведение. Приемы исследования окружающего у многих животных в основном однотипны. Сначала животное осматривает все окружающее, обнюхивает пол, стены, перегородки, кормушки. Все поведение направлено на восстановление утраченного быта, установление пригодности для существования, получения корма, воды, отдыха.

Игровое поведение. Игровое поведение проявляется у животных через 2...3 нед после рождения. Жеребята, телята, ягнята, козлята начинают совершать резкие движения, подскакивать вверх, в сторону. При групповом содержании игровое поведение проявляется в бегании по прямой вперегонки, бодании, лизании друг друга, взбирании на возвышения. Животные, симпатизирующие друг другу, трутся головами, прыгают, борются, сопровождают друг друга.

Подражательное поведение. Проявляется в поведении, подражающем поведению другого животного. Молодые животные подражают, копируют поведение матери; взрослые могут копировать поведение других.

Экстраполяционное поведение. Экстраполяционное поведение выражается в принятии животным позитивного решения и осуществлении адаптивного поведения в сложных жизненных ситуациях. Описано много примеров разумного поведения животных в сложных жизненных ситуациях, указывающих на значительную экстраполяционную способность у животных.

Например, в Кировоградской области в одном из колхозов к тракторному стану хромая подошла раненая лосиха и позволила оказать ей лечебную помощь. Другой пример, в лаборатории И. П. Павлова одна из собак после операции изолирования малого желудка подвергалась разъедающему действию желудочного сока. Собака содержалась на привязи в лаборатории и вскоре стала разрушать штукатурку стены, лежать на ней. Вытекающий желудочный сок проникал в штукатурку, брюхо собаки было сухим, раздражение кожи уменьшилось. Сообразительность свойственна многим животным; при тяжелых ранениях они «доверяют» человеку оказывать им лечебную помощь.

Поведение в экстремальных ситуациях. В экстремальных ситуациях животные проявляют позитивные и негативные реакции. Так, при гибели сотоварищей в стаде крупного рогатого скота жи-

вотные резко возбуждаются, ревут. Ч. Дарвин описал случаи, когда животные кормили своих состарившихся и больных сотоварищей. Ю. Г. Горелов, изучавший поведение горных баранов в заповеднике, наблюдал, что место на водопое, пастбище бараны всегда уступают состарившемуся самцу стада. Но животные бывают и далеки от всякой жалости, проявляют негативную поведенческую реакцию: выгоняют раненого или больного из стада или же убивают его до смерти.

Поведение в критических ситуациях. В критических ситуациях у животных могут проявляться высокие адаптационные способности поведенческой реакции. Руководствуясь памятью вида, личным опытом, они находят пути позитивного выхода из создавшихся обстоятельств. Животные улавливают раньше людей надвигающуюся природную катастрофу. «Прогнозировать», «предвидеть» землетрясение, цунами способны собаки, лошади, крупный рогатый скот; кошки проявляют беспокойство, убегают, заранее покидают свои помещения. Во время бурана или метели на воле животные поворачиваются задом к ветру или переходят в затишье (с подветренной стороны кустов, оврагов, обрывов). В степной зоне животные, подгоняемые ветром, могут уходить за 40...60 км (лошади), 20...30 км (овцы) от своих пастбищ. Им свойственно чувство дома; при всяких критических ситуациях (пожар и др.) они бегут в свой двор, помещение, стойла.

Аномальное (ненормальное) поведение. У животных отмечается ненормальное поведение, которое выражается в настойчивом влечении к отдельным веществам, которые не являются кормом, подкормками и вкусовыми приправами, в муравьевании (принятии «муравьиных ванн», некоторые птицы ложатся с распущенными крыльями на муравейники), предпочтении винной и пивной бард (у взрослых свиней), в легком привыкании к красным мухаморам (овцы некоторых популяций), к листьям и плодам кофе (козы), в чрезмерной агрессивности или трусости.

Аутопрофилактика — предупреждение болезней, аутосанация — самолечение как формы поведения животных. Аутопрофилактика и аутосанация проявляются в многосторонних поведенческих реакциях животных в целях поддержания здоровья. После сна животные напряженно потягиваются, отряхиваются, вздрагивают, валяются, массируют некоторые участки тела, способствуя восстановлению нормального кровоснабжения.

Многие животные, содержащиеся в стойлах, поддерживают в них чистоту, дефекацию и мочеиспускание совершая в определенном месте. Весной во время линьки для избавления от волос животные чешутся о заборы, столбы, загороди.

Животные отыскивают и поедают лечебные травы; могут отличать всякую ядовитую траву от пригодной. Информация о пользе и вреде различных растений, накопленная видом в течение эволюционного развития, закрепились в памяти животных и стала их

наследственным признаком. При недостатке в корме дома (них животных белка, минеральных веществ у них часто появляются извращения пищевого влечения, развивается стремление к мясоедению (поеданию мелких животных), поеданию костей, остатков саманных и глинобитных изделий, древесного угля.

Животные для защиты от нападения кожного и полостного оводов укрываются в воде, в темных помещениях, на хорошо обдуваемых возвышенных местах. Пораженные кровососами и власоедами, «позволяют» птицам собирать с тела паразитов. Лизанием животные вычищают и заживляют раны. Доказано, что в слюне содержится лизоцим, активно разрушающий многие микроорганизмы.

Сон. Сон — поведенческая адаптивная реакция, проявляющаяся во временном прекращении сигнальной и замыкательной деятельности коры больших полушарий головного мозга, расслаблении мышц, урежении дыхания и сокращения сердца, снижении интенсивности обменных процессов.

Сон бывает *монофазный* — с однократным чередованием сна и бодрствования в течение суток, *полифазный* — с многократными сменами в течение суток периодов сна и бодрствования. По характеру течения различают: *медленный* (ортодоксальный) и *быстрый* (парадоксальный) сон.

Бодрствование характеризуется β -ритмом волн биотоков мозга, дремота — α -ритмом волн биотоков, *начало сна* — γ -ритмом волн, *сон* — δ -ритмом волн, *глубокий сон* — ϵ -ритмом волн биотоков головного мозга.

Быстрый сон периодически сменяется медленным сном. Быстрый сон проявляется β -ритмом волн биотоков головного мозга, сторожевым бодрствованием, сопровождающимся движением глаз, хвоста, сосательными движениями, подергиванием конечностей, увеличением частоты пульса, давления крови в сосудах, частоты дыхания. В течение сна отмечается 4...6 циклов быстрого сна продолжительностью около 20 мин. В период быстрого сна проявляются сновидения (различные комбинации былых впечатлений, зрительных образов).

Механизм развития сна. В среднем мозге в ретикулярной формации располагается центр бодрствования, обеспечивающий десинхронизацию корковых процессов. В гипоталамусе располагается центр сна, обеспечивающий синхронизацию корковых процессов, разлитое торможение, сон. Уменьшение потока импульсов с рецепторов в центральную нервную систему, утомление сенсорных систем сопровождается активацией центра сна, синхронизацией корковых процессов.

У животных сон полифазный, чаще из 6...8 периодов, общей продолжительностью 3,5...6 ч. У некоторых животных сон более продолжительный (свины, птицы). Продолжительность быстрого сна от всего сна составляет у свиней 8...9 %, у жвачных — 3...4 % (у

8-суточных ягнят — 16 %), у лошадей — около 6 %. У некоторых животных сон *сезонный*. Сон, вызванный наркотиками, называется *наркотическим*, вызванный патологическими процессами — *патологическим*. Сноподобное состояние, вызванное внушением или сильными резкими воздействиями на организм, называется *гипнозом*, а его стадия глубокого сна — *сомнамбулизмом*.

Половое поведение. Половое поведение животных проявляется в поиске полового партнера, борьбе за его обладание, ухаживании (половом ритуале), совокуплении, реакциях, направленных на воспроизведение себе подобных и сохранение биологического вида. У разных видов животных эти реакции имеют общие и специфические для каждого вида признаки.

Самец у всех видов животных завоевывает самку, в большей степени следуя законам боя и ухаживания. Главнейший возбудитель самца — специальный запаховый раздражитель самки. Половое ритуальное поведение и совокупление самца и самки у разных видов животных имеет свои особенности, вызывается определенными стимулами, в определенных ситуациях, используется для видового общения; у особи одного вида формы поведения одинаковы. Рефлекс неподвижности самки служит сигналом готовности к совокуплению для самца.

Родительское поведение (материнское и отцовское). Проявляется во взаимодействиях родителей и детенышей, связанных с уходом, обеспечением комфортных условий, выкармливанием и защитой детенышей.

В большей степени родительское поведение проявляется у матерей, что обеспечивает надежное выращивание и сохранение приплода. Перед родами животные удаляют, готовят логово. После родов мать облизывает детенышей. В первые 3...4 ч после рождения устанавливаются визуальная, акустическая и ольфакторная связи между матерью и детенышами. В это время детеныши и мать запоминают зрительные образы, обонятельные признаки и звуковые сигналы друг друга. Позже детеныши начинают следовать за матерью.

Новорожденные млекопитающие и птицы нуждаются в специфических условиях жизни: оптимальной температуре и определенном режиме питания. Матери новорожденных в меру своего «разума» создают детенышам оптимальный микроклимат (выбирают место, устраивают гнездо, обогревают), осуществляют важный гигиенический процесс — облизывание, съедают кал детенышей, несколько раз в сутки кормят детенышей молоком, обладающим в первые дни после родов (молозиво) иммунным и бактерицидным действием.

Матери и отцы многих видов животных при стадном содержании охраняют и защищают своих детенышей и проявляют большую самоотверженность при выращивании потомства. Родители млекопитающих занимаются воспитанием и обучением своего по-

томства, удерживают приплод около себя. Детенышей, которые оказываются далеко, матери подзывают ржанием, мычанием, хрюканьем, блеянием, непослушных подталкивают головой, наказывают кусанием, принимают участие в игре своих детенышей. Издаваемыми звуками детеныши и матери извещают друг друга о своих намерениях. Матери многих видов млекопитающих переживают разлуку со своими детенышами, беспокоятся, ищут свой приплод. У всех домашних животных выражено чувство материнства; матери могут выращивать детенышей-приемышей своего и другого вида.

Типы социального поведения. На базе брачно-семейных отношений у животных формируются различные виды социального поведения, общественного поведения. Общественные отношения у животных формируются в процессе онтогенеза благодаря наличию врожденных механизмов, обеспечивающих возможность устанавливать контакты с особями своего вида при помощи определенных сигналов (запечатления родителей, подражания, агрессии, симпатии и др.).

Стадное поведение. Животным свойствен общественный инстинкт, проявляющийся в стремлении к объединению в группы, стада, стаи, пары, семьи.

Групповой, стадный образ жизни дает преимущества в защите от хищников, непогоды (ветра, мороза, метели и др.), в обеспечении кормом, в возможности передачи опыта взрослых особей молодым через подражание и обучение. Для стада, группы характерны привязанность особей друг к другу и данной территории, определенные формы взаимоотношений.

В группах, стадах взаимоотношения строятся по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. В начале объединения особи выясняют отношения в виде схваток, погони, демонстраций угрозы и иных форм агрессии. Победитель в схватках становится доминирующим. Доминирующее положение в группах всегда занимает особь с сильным типом высшей нервной деятельности, с более низким содержанием гормона кортизола в крови, агрессивное, имеющее большую массу, чаще это самцы. Старая самка, которая по сравнению с самцами обладает большим индивидуальным опытом, большой физической силой, становится лидером.

Доминант управляет поведением подчиненных ему особей стада, метит территорию, поддерживает иерархию, изгоняет соперничающих самцов. Лидер становится активным в экстремальных ситуациях, воздействует на характер поведения группы, прекращает драки, заботится о молодняке.

Особи, выбывающие из активной борьбы в процессе объединения животных в группу, стадо, занимают низшие ранги, проявляют подчиненное поведение по взаимному расположению в пространстве и в виде определенных форм взаимоотношений. Сло-

жившаяся форма взаимоотношений поддерживается ритуальными формами поведения благодаря коммуникации животных.

Ритуальные формы поведения. У животных при их взаимодействии в различных ситуациях, установлении общения существенную роль играют ритуалы — стандартные формы поведения особой одного вида, позитивные или негативные демонстрации движений, информационные воздействия.

Ритуальное поведение представляет комплекс поведенческих приемов, которые возникают у животных в процессе общения в тех или иных целях.

В ритуальном поведении как сигнальные раздражители используются какие-либо эволюционно преобразованные формы поведения, чаще всего смешанной активности, или различные черты морфологии животного. В ответ на эти сигнальные раздражители другие особи вида реагируют соответствующим образом.

Смешанные действия — это такие поведенческие акты, которые переносятся из одного типа поведения в ритуальное поведение, но не связаны с типом поведения, из которого этот или иной поведенческий акт перенесен.

Поскольку смешанные действия обычно привязаны к социальным константам, они в ходе эволюции приобретают вторичную сигнальную функцию, становятся знаками внутреннего состояния особи, элементами видового кода общения. Этот процесс преобразования назван *ритуализацией*, а сигнальные раздражители — *социальными релизерами*. Выразительность ритуальных действий может подчеркиваться и некоторыми морфологическими признаками (яркой окраской, большими острыми зубами, рогами). Сигнальными раздражителями служат специфические звуки, запахи, тактильные сигналы.

Например, в позу подчинения часто входит составляющая отворачивание от доминирующих особей (перенесена из типа поведения — стремления к бегству под влиянием страха), или в позу доминирования входит составляющая голова вперед (перенесена из типа поведения — стремления к нападению).

Формы ритуального поведения многообразны: бытовые ритуалы, половые ритуальные поведения самца и самки, родительские ритуальные поведения самца-отца и самки-матери, ритуальное поведение вожака — доминанта, лидера, особей рангами ниже в различных условиях и в различных связях — проявлением агрессии или дружелюбия, подстрекательством, сигнализацией, поддержанием опрятности, предстоящим совокуплением, родами, охраной территории, поиском и приемом корма и воды, воспитанием потомства и др. У каждого вида животных они проявляются своеобразно, имеют особенности, характерные черты. Все они возникли из бытовых приемов в процессе эволюции, специализировались в своем назначении.

В целях поддержания опрятности животные трут загрязненные участки тела о различные предметы, валяются, отряхиваются, купаются. При выражении дружелюбия ритуальное поведение сводится к взаимному приветствию, влечению. Животные, отдыхая, стоят или лежат на некотором расстоянии друг от друга, предпочитают отдых в затемненных помещениях, под навесом. У доминирующих животных знакомство всегда начинается с взаимного запугивания, фырканья, сопения, разгребания земли, вилияния хвостом, прижатия ушей (оттягивание назад), издавания звуков. Подчинение проявляется в выражении смирения, покорности, отворачивании головы.

При брачном объединении самки всех видов, пришедшие в половое возбуждение, распространяют специфический запах, беспокоятся, переступают ногами, издают звуки, не ложатся. Самец обнаруживает самку в состоянии полового возбуждения по распространенному специфическому запаху, подходит к ней, обнюхивает, касается мордой шеи, холки, спины, паха, области вульвы. У каждого вида животных при этом проявляются и специфические поведенческие реакции. Самка может активно прижиматься к самцу, тереться о его голову, шею, издавать звуки, часто вертеть хвостом, принимать позу готовности к совокуплению. Самцы проявляют агрессию к своим соперникам, самцам другого вида, к человеку. Если знакомство самца и самки заканчивается обоюдным влечением, самка принимает необходимую позу и встреча заканчивается спариванием.

Ритуальное поведение самки-матери проявляется в обнюхивании, облизывании, осматривании детенышей, в издании призывных звуков при разлучении и встречах. Перед родами самка готовит логово. При призывных звуках детенышей самка-мать и самец-отец становятся возбужденными, агрессивными. При стадном содержании животные-родители тщательно охраняют и защищают своих детенышей.

Коммуникация между животными. Взаимная согласованность поведения отдельных особей возможна лишь в том случае, если все животные данного вида пользуются при общении друг с другом неким общеупотребительным и понятным для всех ее членов *кодом, видоспецифическими сигналами*: выразительными движениями, запахами, звуками, прикосновениями, «визуальными контактами» (взаимонаблюдениями), пребыванием особей в тесной близости друг к другу, позволяющим оценить окраску, движение глаз, мимику.

Постоянный зрительный контакт между особями и их взаимная ориентация на весь континуум поведения сочленов по группе называют «структурой внимания» или «зрительным сигнальным полем». Присутствие в сфере восприятия животного других особей у многих видов животных одно из важных условий «психологического комфорта». Концепция «языка животных» была обо-

снована в 40...50-х годах XX века. В качестве важных коммуникативных сигналов принято считать *демонстрации* — брачные сигналы, сигналы угрозы, сигналы подчинения, сигналы умиротворения и др., *некоторые формы повседневного поведения* — определенный характер локомоции перед партнером, детенышем, определенное изменение положения в пространстве. Структура коммуникативного сигнала может плавно меняться по мере изменения физиологического состояния его отправителя (так называемая градуальная сигнализация).

В этой связи **коммуникация** представляет континуальный процесс взаимной настройки всей системы поведения одной особи на поведение партнеров-коммуникантов.

Биоакустическим видоспецифическим сигналом являются голос и артикуляция. Они имеют определенную эмоциональную и смысловую значимость. Используются для соблюдения оптимального расстояния между животными при пастыбе и отдыхе, для уведомления о половой принадлежности, возрасте, состоянии обменных процессов, неблагоприятных изменений в окружающей среде, занятости территории, социальном статусе особи, эмоциональном состоянии, для ориентации в пространстве.

Соответственно звуки, издаваемые животными, называют как «угрожающие звуки», «сигналы дискомфорта», сигналы «защиты», «подчинения», «призывные сигналы», локационные сигналы и др. Звуковые сигналы воспринимаются животными в контексте, в котором они издаются, по «закону гетерогенной суммации». Так, агрессивно-территориальные звуки, издаваемые животным-хозяином на своей территории, вызывают соответствующую реакцию у животных — нарушителей территориальных границ; животные, находящиеся на своей территории, не реагируют на эти звуки.

Все звуки, издаваемые млекопитающими, по способу генерации принято делить на неголосовые и собственные звуки голоса. Неголосовые звуки возникают в результате топанья по земле, щелканья или скрежетания зубами, сопения, фырканья.

При агрессии у птиц и млекопитающих звуки резкие, низкочастотные, при дружелюбном поведении — более высокой частоты и тональности. Для вышестоящих по рангу животных характерны низкие частоты в сигнале; высокие частоты и удлинение сигнала характерны для проявления подчинения; широкий частотный спектр и большая громкость звуков отмечают у животных при обороне. Частота, интенсивность сигнала повышаются при нарастании возбуждения. На различную частоту звука, разную тональность в центральной нервной системе реагируют разные нейроны — детекторы таламуса, лимбической системы, коры больших полушарий головного мозга.

Химическим видоспецифическим сигналом у животных являются летучие вещества, феромоны, выделяемые ими в окружающую среду. Летучими компонентами выделения обуславливается запах. Запахи у млекопитающих вызывают различные поведенческие реакции, проявляющиеся в узнавании пола, возраста, физиологического состояния, в половом, агрессивном, материнском, «территориальном» поведении. С помощью запаха мочи и кала, пахучего секрета специальной железы животные метят, маркируют свои участки. Ориентируясь на запах своих сородичей, другие особи того же вида избегают грозящей им опасности, находят особей другого пола, своих детенышей. Запах самца подавляет исследование новой территории у других самцов, привлекает самок, стимулирует половые циклы у них.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абсолютная рефрактерность 17
 Агглютинины 95
 Агглютиногены 95
 Адаптация 211
 АДГ 74
 Адгезия 107
 Аденилатциклаза 71
 Аденогипофиз 73
 Адrenalин 75
 Адреногломерулотропин 75
 Адренорецепторы 51
 Азотистое равновесие 158
 Азотистый баланс 158
 — отрицательный 158
 — положительный 158
 Аккомодация 61
 Акромегалия 73
 Аксон 15
 Актин 22
 Аллюры 90
 — галоп 90
 — иноходь 90
 — рысь 90
 — шаг 90
 Альбумины 92
 Амилаза (а-) 132, 141
 Аминокислоты 158
 — заменимые 158
 — незаменимые 158
 Анаболизм 156
 Анакрота 114
 Анализаторы 55
 — вкусовой 59
 — зрительный 61
 — кожный 59
 — обонятельный 60
 — слуховой 60
 Анастомозы 118
 — артерио-венозные 118
 Ангиотензин 79
 Ангиотензиноген 79
 Антибиотики 168
 Антитела 97
 Артерии 116
 Ассимиляция 156
 Астения 42
 Астенция 42

Атаксия 42
 Атония 42
 Атрофия мышц 22
 Ацетилхолин 51
 Ацетоновые тела 176
 Ацидоз 92
 Базальные ганглии 43
 Бактерии рубца 137
 — амилитические 138
 — молочнокислые 138
 — целлюлозолитические 139
 Белки 157
 — молока 195
 — неполноценные 158
 — полноценные 158
 Беременность 189
 Биливердин 141
 Билирубин 141
 Биопотенциалы 19
 — действия 20
 — покоя 20
 Блaстоциста 190
 Буферные системы крови 92
 — белков плазмы 92
 — гемоглобиновая 92
 — карбонатная 93
 — фосфатная 93
 Вазодилататоры 118
 Вазоконстрикторы 118
 Варолиев мост 39
 Вегетативная нервная система 49
 — метасимпатическая 51
 — парасимпатическая 49
 — симпатическая 51
 Венный пульс 113
 Вестибулярный аппарат 56
 Висцерорецепторы 55
 Витамины 165
 — водорастворимые 167
 — группы А 166
 — — В 166, 167
 — — D 166
 — — Е 166
 — — К 166
 — жирорастворимые 166

- Вкус 59
- Вода 164
- Возбудимость 17
- Возбуждение 17
- Воздух 120
 - альвеолярный 122
 - атмосферный 122
 - вдыхаемый 122
 - выдыхаемый 122
 - дополнительный 124
 - дыхательный 124
 - остаточный 124
 - резервный 124
- Волокна нервные 16
- Волосы 83
- Время рефлекса 32
- Всасывание 145
 - белков 145, 158
 - воды 145
 - жиров 146
 - минеральных веществ 145
 - углеводов 146, 161
- Вымя 199
 - иннервация 199
 - кровоснабжение 199
 - строение 199
- Газообмен 122
 - легочный 122
 - тканевой 124
- Галоп 90
- Ганглии базальные 45
- Гастрин 79
- Гастрон 79
- Гемоглобин 92
 - восстановленный 123
- Гемолиз 93
- Гемопоз 93
- Гепарин 95
- Гипоталамус 44
- Гистамин 79
- Глаз 62
 - строение 62
- Гликоген 161
- Глобулины 92
- Глотание 133
- Глюкагон 77
- Головной мозг 37
- Голод 130
- Голос животных 126
- Гомеостаз 9
- Гормоны 69
 - андрогены 78
 - вазопрессин 72
 - гестагены 78
 - глюкагон 77
 - глюкокортикоиды 75
 - — кортизол 75
 - — кортикостерон 75
 - дофамин 75
 - инсулин 77
 - кортикотропин 72
 - либерины 72
 - мелатонин 75
 - минералкортикоиды 75
 - — альдостерон 75
 - — дезоксикортикостерон 75
 - норадреналин 75
 - окситоцин 74
 - паратгормон 76
 - плаценты 78
 - половые 77
 - пролактин 73
 - ренин 79
 - соматостатин 77
 - соматотропин 72
 - — статины 72
 - стероидные 71
 - тиреокальцитонин 76
 - тироксин 76
 - тиротропин 73
 - тканевые 78
 - трийодтиронин 76
 - фоллитропин 72
 - эндорфины 78
 - эстрогены 77
- Гуморальная регуляция 10,69
- Давление крови 114
 - диастолическое 114
 - максимальное 114
 - минимальное 114
 - онкотическое 114
 - осмотическое 114
 - пульсовое 114
 - систолическое 111
- Движения 121
 - желудка 134
 - — перистальтические 134
 - — систолические 134
 - — тонические 134
 - кишечника 142
 - — маятникообразные 142
 - — перистальтические 143
 - — ритмические 143
 - — тонические 143
- Дезаминирование 158
- Декарбоксилирование 158
- Дендриты 15
- Деполаризация 20
- Дефекация 146
- Диастола 111
- Динамический стереотип 66
- Диссимилиация 156
- Диурез 176
- ДНК 12
- Доение 207
 - машинное 207
 - ручное 207
- Доминанта 204
 - лактации 204
 - материнская 237
 - половая 237
- Дуга рефлекторная 31
- Дыхание 121
 - клеточное 122
 - кожное 84
 - легочное 121
 - плода 192
 - у птиц 126
- Дыхательный центр 125
- Емкостная система вымени 204
- Емкость легких 124
 - — жизненная 124
 - — общая 124
- Жвачный процесс 132
- Железы внутренней секреции 68
 - гипоталамус 72
 - гипофиз 72
 - — аденогипофиз 73
 - — задняя доля 74
 - — средняя доля 74
 - надпочечники 75
 - — корковый слой 75
 - — мозговой слой 75
 - околощитовидные 76
 - поджелудочная 77
 - половые 77
 - — семенники 78
 - — яичники 77
 - тимус 75
 - щитовидная 16
 - эпифиз 74
- Железы пищеварительные 79
 - желудка 79
 - кишечника 79
 - печень 141
 - поджелудочная 79
 - слюнные 132
- Желтое тело 187
- Желудочный сок 134
- Желчевыведение 141
- Желчеобразование 141
- Желчные пигменты 141
- Желчь 141
 - печеночная 141
 - пузырная 141
- Жир 159
- Жирные кислоты 159
- Жировая ткань 160
 - — белая 160
- Жировое депо 160
- Жиры 82
- Закон градиента 113
- — сердца 113
- — средних нагрузок 23
- Запечатление 227
- Звездчатые клетки 201
- Зигота 189
- Иммунитет 102
 - активный 98
 - гуморальный 104
 - клеточный 105
 - приобретенный 104
- Иммуноглобулины 100, 103
- Инбридинг 227
- Индукция 34
 - отрицательная 34
 - положительная 34
- Иноходь 90
- Инстинкт 225
- Инсулин 77
- Интерорецепторы 55
- Иррадиация 33
- Казеин 203
- Калориметрия 170
 - непрямая 170
 - прямая 170
- Кальциферолы 166
- Капилляры 116
- Карбегмоглобин 93
- Карункулы 191
- Катаболизм 156
- Катакорта 114
- Катехоламины 76
- Кислородная емкость крови 123
- Кислотно-щелочное равновесие 174
- Кишечный сок 141
- Клетка, строение 10
 - — органоиды 10
 - — цитоплазма 11
 - — ядро 12
- Клеточная мембрана 11
- Клетчатка 138
- Книжка 138
- Кожа 80
- Кожное сало 82
- Комплекс Гольджи 11
- Конвергенция 33
- Координация движения 42
- Кора больших полушарий головного мозга 45
- Кровообращение 109
 - большой круг 109
 - в мозге 118
 - в печени 118
 - в селезенке 118
 - в сердце 111
 - малый круг 110
 - у плода 192
- Кровоток 117

- линейная скорость 117
- объемная скорость 117
- Кровь 91
 - группы 95
 - плазма 92
 - свертывание 95
 - форменные элементы 92
 - — лейкоциты 93
 - — тромбоциты 94
 - — эритроциты 92
- Кровяное депо 97
- Лабильность 16
- Лактация 198
- Лактоальбумины 201
- Лактоза 202
- Легочная вентиляция 122
- Лейкопоэтины 97
- Лейкоцитарная формула 94
- Лейкоциты 93
 - зернистые 93
 - — базофильные 93
 - — нейтрофильные 93
 - — эозинофильные 93, 101
 - незернистые 93, 101
 - — лимфоциты 93, 101
 - — моноциты 93, 101
- Лимбическая система 44
- Лимфа 119
- Лимфатическая система 119
 - капилляры 119
 - сосуды 119
 - узлы 99, 119
- Лимфоциты 100
 - В-лимфоциты 100
 - нулевые 101
 - Т-лимфоциты 101
 - — амплифайеры 101
 - — киллеры 101
 - — клетки иммунной памяти 101
 - — супрессоры 101
 - — хелперы 101
- Линька 83
- Липаза 134, 140
- Липиды 159
 - молока 201
- Липопроотеиды 159
- Макроэлементы 162
- Матка 183
- Медиаторы 27
- Меланин 81
- Мера лабильности 16
- Метаболизм 156
- Метгемоглобин 93
- Микроэлементы 163
- Минералкортикоиды 75
- Минеральные вещества 162
- Миоглобин 221

- Миозин 21
- Миокард 111
- Миофибриллы 21
- Мозг 37
 - мост (варолиев) 39
 - продолговатый 39
 - промежуточный 43
 - спинной 37
 - средний 39
- Мозжечок 41
- Молозиво 203
- Молоко 203
- Молоковыведение 204
- Молокообразование 200
- Молокоотдача 205
- Молочные железы 199
- Моноциты 93, 104
- Моча 176
 - вторичная 176
 - первичная 176
 - реакция 176
 - физико-химические свойства 176
 - химический состав 176
- Мочевина 139
- Мочеиспускание 171
- Мочеобразование 176
- Мышцы 14, 20
 - гладкие 24
 - сердечная 111
 - скелетные 20
- Надпочечники 75
 - гормоны коркового слоя 75
 - — мозгового слоя 75
- Натрий-калиевый насос 20
- Нейрогипофиз 73
- Нейроглия 29
- Нейроны 29, 46
 - ассоциативные 30
 - афферентные 30
 - вегетативные 30
 - вставочные 30
 - двигательные 30
 - сенсорные 30
 - эфферентные 30
- Нервная система 28
- Нервно-мышечный синапс 27
- Нервные волокна 25
 - безмякотные 25
 - вегетативные 25
 - мякотные 25
 - соматические 26
 - типа А 26
 - типа В 26
 - типа С 26
- Нервные процессы 65
 - инертные 65
 - подвижные 66
 - сильные 66

- слабые 66
- Нервный центр 33
- Никотиновая кислота 167
- Нистагм головы и шеи 41
- Нуклеаза 140
- Нуклеиновые кислоты 157
- Обмен веществ 156
 - аминокислот 157
 - белков 157
 - воды 164
 - липидов 159
 - минеральных веществ 162
 - — брома 164
 - — железа 163
 - — йода 164
 - — калия 163
 - — кобальта 163
 - — магния 163
 - — марганца 163
 - — меди 163
 - — натрия 163
 - — селена 164
 - — серы 163
 - — фосфора 162
 - — фтора 164
 - — хлора 163
 - — хрома 164
 - — цинка 163
 - нуклеиновых кислот 157
 - углеводов 161
- Обмен энергии 169
 - основной 169
 - продуктивный 170
- Обоняние 60
- Обратная связь 34, 35
- Обучение 227
- Овогенез 185
- Овуляция 185
- Окклюзия 33
- Околоплодные оболочки 191
 - аллантоис 191
 - амнион 191
 - хорион 191
- Оогонии 185
- Ооцит 185
- Оплодотворение 188
- Осморецепторы 56
- Островки Лангерганса 77
- Память 231
- Панкреозимин 79
- Пантотеновая кислота 167
- Парааминобензойная кислота 167
- Парциальное давление 123
- Пепсин 134
- Печень 141
- Пигменты кожи 80
- Пиноцитоз 145
- Пиридоксин 167

- Питание плода 192
- Пищеварение 133
 - в желудке 133
 - в кишечнике 140
 - в полости рта 132
 - в рубце 139
 - желудочное 139
 - — у жвачных животных 137
 - — у кроликов 144
 - — у лошадей 135
 - — у молодняка жвачных 197
 - — у птиц 147
 - — у свиней 136
 - пристеночное 142
- Пищевой центр 155
- Плазма крови 92
- Пластичность 33
 - нервных центров 33
- Планта 191
 - десмохориальная 191
 - эндотелиохориальная 191
 - эпителиохориальная 191
- Поведенческая реакция 222
- Поджелудочная железа 140
- Подражание 227
- Полезное время 18
- Половая зрелость 178
 - охота 186
- Половой цикл 186
- Порог возбудимости 18
- Последствие 33
- Пот 82
- Потенциал действия 20
 - мембранный 27
 - покоя 20
 - рецепторный 27
- Потовые железы 82
- Почки 174
 - микроструктура 171
 - почечные процессы 175, 176
 - — превращение веществ 176
 - — реабсорбция 176
 - — секреция 176
 - — синтез 176
 - — фильтрация 176
- Преджелудки 137
 - книжка 137, 138
 - моторная деятельность 139
 - особенности пищеварения 138
 - — белков 138
 - — жиров 138
 - — углеводов 138
 - — — нерастворимых 138
 - — — растворимых 138
 - рубец 137, 138
 - сетка 137, 138
 - состав содержимого 138
 - — микроорганизмы 139
- Прессорецепторы 115, 117

Прогестерон 78
 Продолговатый мозг 39
 Пролактин 73
 Промежуточный мозг 43
 — гипоталамус 44
 — таламус 43
 — эпителиум 44
 Проприорецепторы 56
 Простагландины 79
 Простейшие рубца 139
 Противосвертывающая система 95
 Протромбин 92, 95
 Протромбиназа 95
 — кровяная 95
 — тканевая 95
 Пульсовая волна 113

 Работа мышц 23
 — динамическая 23
 — статическая 23
 Раздражение 16
 Раздражимость 22
 Раздражители 16
 — адекватные 16
 — неадекватные 16
 — подпороговые 17
 — пороговые 17
 — сверхпороговые 17
 Размножение 178
 Растяжимость 22
 Реакция крови 92
 Реверсия 19
 Регуляция 10
 — гуморальная 68
 — нервная 10, 28
 — нервно-гуморальная 10, 68
 Резус-фактор 96
 Ренин 79
 Реннин 134
 Реобазы 17
 Реполаризация 19
 Ресинтез 61, 160
 Ретикулум эндоплазматический 11
 Ретикулярная формация 42
 — восходящие пути 42
 — нисходящие пути 42
 Ретинол 166
 Ретракция 95
 Рефлексогенная зона 115
 Рефлексы 30
 — безусловные 32
 — выпрямительные 42
 — с вестибулярного аппарата на голову 40
 — с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища 41
 — с рецепторов кожи туловища на голову 41
 — глотания 133

— молокоотдачи 205
 — пилорический 134
 — позы 40
 — половые 183, 237
 — статокINETические 40
 — «лифта» 41
 — условные 32
 Рефлекторная дуга 30
 Рефрактерность 17
 — абсолютная 17
 — относительная 17
 Рецепторы 31, 55
 — адренорецепторы 26
 — болевые 57
 — вкуса 59
 — интерорецепторы 55, 56
 — кожи 59
 — обоняния 60
 — слуха 60
 — тактильные 59
 — холинорецепторы 27
 — холодовые 58
 — экстерорецепторы 57
 Рибофлавин 167
 Ритм работы сердца 111
 Родопсин 61
 Роды 193
 Рубец 137

 Сарколемма 20
 Саркомер 21
 Свойства нервных волокон 26
 — возбудимость 26
 — проведение возбуждения 26
 Секретин 79
 Секретия молока 201
 Семенники 179
 Сенсорные зоны 55
 Сердечный толчок 113
 — цикл 110
 Серотонин 74
 Сетка 137
 Сигнальные системы 67
 — вторая 67
 — первая 67
 Сила мышц 23
 — максимальная 24
 — относительная 24
 Синапсы 26
 — аксоаксомальный 26
 — аксодендрический 26
 — аксосоматический 26
 — возбуждающие 26
 — смешанные 26
 — тормозные 26
 — холинэргические 26
 — электрические 26
 Синтез 157, 158, 159, 160, 161
 Систола 111

Скорость кровотока 117
 — линейная 117
 Слюна 132
 Слюноотделение 132
 — у жвачных 132
 — у лошади 132
 — у птиц 148
 — у свиней 132
 — у собак 132
 Сок поджелудочной железы 140
 Сокращения мышц 22
 — гладких 24
 — скелетных 23
 — — изометрическое 22
 — — изотоническое 22
 — — одиночное 22
 — — тетаническое 22
 Сон 236
 Сосудисто-двигательные центры 118
 Сосудистые рефлексогенные зоны 118
 Сосудосуживающие вещества 118
 СОЭ 93
 Спермии 181
 Спинной мозг 37
 Средний мозг 39
 Стресс 212
 Суммация импульсов 33
 — временная 33
 — пространственная 33
 Сычуг 137

 Таксисы 232
 Теплоотдача 171
 — испарение 172
 — конвекция 171
 — теплоизлучение 171
 — теплопроводение 172
 Теплопродукция 171
 Терморегуляция 171
 — физическая 171
 — химическая 172
 Тетанус 22, 23
 — гладкий 22, 23
 — зубчатый 22, 23
 Течка 186
 Тиамин 167
 Типы высшей нервной деятельности 66
 — сильные 66
 — — инертные 66
 — — неуравновешенные 66
 — — подвижные 66
 — — уравновешенные 66
 — слабые 66
 Тироксин 76
 Токоферолы 166
 Тонус скелетных мышц 40, 88
 Тоны сердца 113
 Торможение 65
 — безусловное 65

— — внешнее 65
 — — запредельное 65
 — — условное 65
 — — дифференцировка 65
 — — запаздывание 65
 — — угасание 65
 — — условный тормоз 66
 Трипсин 140
 Тромб 95
 Тромбин 95
 Тромбопластин 95
 Тромбоцитопоз 95
 Тромбоцитопозитины 79, 95
 Тромбоциты 94
 Трофобласт 191

 Углеводы молока 202
 Утомление
 — мышц 24
 — нервных центров 33

 Фагоцитоз 101, 107
 Фагоциты 101
 Ферменты 130
 — пищеварительные 130
 — — гликолитические 130, 141
 — — липолитические 130, 140
 — — протеолитические 130, 140
 Феромоны 241
 Фибрин 95
 Фибриноген 92
 Физиологическая адаптация 211
 — видовая 211
 — популяционная 211
 Физиология 3
 Фистулы 8
 Фолиевая кислота 168
 Фолликул 184
 Формы поведения 226
 Фоторецепторы 61
 Функции 10

 Хеморецепторы 56
 Хиломикроны 159
 Химотрипсин 140
 Химус 141
 Холестерин 160
 Холецистокинин 79
 Холинорецептор 51
 Холинэстераза 27
 Хронаксия 18

 Цианкобаламин 167
 Цикл Кребса 161
 — половой 184
 Циркадный ритм 74
 Цитоплазма 11

 Эластичность 22
 Электрокардиограмма 113

Эмбриогенез 190
 Эмоции 230
 Энергия 169
 — валовая 170
 — корма 170
 — обменная 170
 — переваримая 170
 Энтерогастрин 79
 Эрекция 183

Эритропоэз 93
 Эритропоэтины 93
 Этология 221
 Эякулят 182
 Эякуляция 182
 Яйцеклетка 185
 Яйцепроводы 184

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава I. Введение в физиологию	3
Предмет, цель и задачи физиологии животных	3
Основные разделы физиологии	4
Связь физиологии с другими науками	4
История развития физиологии	5
Методы исследований в физиологии	8
Основные принципы структурно-функциональной организации организма животных	8
Некоторые основные физиологические понятия	9
Основы физиологии клетки	10
Роль структур клетки	10
Ткани организма и их свойства	12
Краткие сведения о тканях	12
Общие свойства тканей	15
Глава II. Возбудимые ткани. Физиология мышц. Физиология нервных волокон	16
Общая физиология возбудимых тканей	16
Законы возбуждения	17
Биоэлектрические явления	19
Физиология мышц	20
Скелетные поперечнополосатые мышцы	20
Гладкие мышцы	24
Физиология нервов	25
Нервно-мышечная передача возбуждения. Синапс	26
Механизм передачи возбуждения через синапс (27). Свойства синапсов (28)	26
Глава III. Нервная система	28
Общая характеристика нервной системы	28
Рефлекторный принцип деятельности нервной системы, целостного организма	30
Рефлекторная регуляция деятельности органов, систем и организма	30
Рефлекс (30). Принцип осуществления рефлекса (32). Классификация рефлексов (32). Свойства нервных центров (33). Координация рефлектор- ной деятельности (33)	30
Деятельность нервной системы по принципу функциональных систем	34
Физиологические роли частных образований центральной нервной системы	37
Спинной мозг	37
Продолговатый мозг и варолиев мост	39
Средний мозг	39
Четверохолмие (39). Красное ядро (40). Черная субстанция (40) Статические и статокINETические рефлексы продолговатого и среднего мозга	40
Мозжечок	41

Ретикулярная формация	42
Промежуточный мозг	43
Таламус (43). Гипоталамус (44). Эпиталамус (44)	
Лимбическая система	44
Подкорковые ядра	45
Паллидум (45). Стриатум (45)	
Кора больших полушарий головного мозга	45
Чувствительные нейроны (46). Моторные нейроны (47). Контактные нейроны (47)	
Периферический соматический отдел нервной системы	48
Черепно-мозговые нервы (48). Спинномозговые нервы (49)	
Вегетативный отдел нервной системы	49
Парасимпатическая иннервация (49). Симпатическая иннервация (51). Метасимпатическая (энтеральная) иннервация (51)	
Принцип деятельности вегетативного отдела нервной системы	52
Глава IV. Сенсорные системы	54
Общая характеристика	54
Интерорецепция	55
Висцерорецепция (55). Проприорецепция (56). Вестибулорецепция (56)	
Экстерорецепция	57
Болевая рецепция (57). Температурная рецепция (58). Рецепция прикосновения (59). Рецепция давления (59). Вкусовая рецепция (59). Обонятельная рецепция (60). Слуховая рецепция (60). Зрительная рецепция (61)	
Глава V. Высшая нервная деятельность. Условные рефлексы	62
Общая характеристика высшей нервной деятельности	62
Образование и торможение условных рефлексов	63
Условия образования условных рефлексов (63). Механизм образования условных рефлексов (63). Торможение условных рефлексов (65). Динамический стереотип (66)	
Типы высшей нервной деятельности	66
Особенности высшей нервной деятельности человека	67
Глава VI. Физиология желез внутренней секреции	68
Общая характеристика желез внутренней секреции. Гормоны	68
Железы внутренней секреции (68). Гормоны (69). Механизм действия гормонов (69)	
Частная характеристика желез внутренней секреции	72
Гипоталамус (72). Гипофиз (72). Эпифиз (шишковидное тело) (74). Зобная железа (вильчатая железа, тимус) (75). Надпочечники (75). Щитовидная железа (76). Паращитовидные железы (76). Островковый аппарат поджелудочной железы (77). Половые железы: яичники, желтое тело, плацента, семенники (77). Диффузная эндокринная система. Тканевые гормоны (78)	
Глава VII. Кожа	80
Структурная организация кожи	80
Потовые железы	82
Сальные железы	82
Волосы	83
Физиологические роли кожи	84
Глава VIII. Система движения	85
Общая характеристика системы движения	85
Скелет (85). Скелетные мышцы (88)	
Приспособление тонуса и сокращений мышц к меняющимся условиям	88
Поза животного (88). Перемещение (локомоция) (89)	
Гиподинамия	91

Глава IX. Система крови	91
Общая характеристика системы крови	91
Плазма крови	92
Форменные элементы крови	92
Эритроциты	92
Лейкоциты	93
Тромбоциты	94
Свертывание крови	95
Группы крови	95
Регуляция количества форменных элементов крови, объема циркулирующей крови	96
Глава X. Иммунная система. Морфологическая и функциональная характеристика иммунной системы. Гуморальный и клеточный иммунитет	97
Общая характеристика иммунной системы	98
Органы иммунной системы	99
Центральные органы иммунной системы (99). Периферические органы иммунной системы (99)	
Клетки иммунной системы	100
Лимфоциты (100). Фагоциты (101)	
Специфические и неспецифические защитные механизмы	102
Механизмы иммунитета	102
Иммунитет (102). Антигены (102). Антитела (102)	
Гуморальный иммунитет	104
Клеточный иммунитет	105
Фагоцитоз	107
Комплемент	108
Глава XI. Система кровообращения и лимфообращения	109
Общая и частная характеристика системы кровообращения	109
Большой круг кровообращения (109). Малый круг кровообращения (110)	
Сердце	110
Движение крови по сердцу (111). Сердечная мышца и ее свойства (111)	
Внешние показатели деятельности сердца (113)	
Регуляция деятельности сердца	114
Рефлекторная (нервная) регуляция деятельности сердца (114). Гуморальная регуляция деятельности сердца (115)	
Кровеносные сосуды	116
Внешние проявления деятельности сосудов (117). Микроциркуляция (117)	
Регуляция деятельности сосудов	118
Регуляция кровяного давления (118). Регуляция объема циркулирующей крови в сосудах (118). Регуляция перераспределения крови в сосудах (118)	
Лимфатическая система	119
Образование лимфы (119). Движение лимфы (119). Регуляция образования лимфы и объема лимфообращения (120)	
Глава XII. Система дыхания	120
Общая характеристика системы дыхания	120
Физиологические процессы дыхания	122
Обмен газами между внешней средой и смесью газов в альвеолах (внешнее дыхание) (122). Обмен газами между альвеолярным воздухом и газами крови (123). Транспорт газов кровью (124). Обмен газов между кровью и тканями (124)	
Внешние показатели системы дыхания	124
Регуляция дыхания	125
Регуляция частоты дыхательных движений (125). Регуляция смены вдоха выдохом, выдоха вдохом (125)	
Особенности системы дыхания у птиц	126

Глава XIII. Система пищеварения	129
Общая характеристика системы пищеварения	129
Прием корма	130
Физико-химическое превращение питательных веществ в пищеварительном аппарате	132
Пищеварение в полости рта	132
Жевание (132). Секреторная функция слюнных желез (132). Глотание (133)	
Пищеварение в желудке	133
Секреторная деятельность желудочных желез (133). Сократительная деятельность желудка (134)	
Особенности желудочного пищеварения у лошади	135
Особенности желудочного пищеварения у свиньи	136
Особенности желудочного пищеварения у жвачных	137
Пищеварение в кишечнике	140
Пищеварение в тонком кишечнике	140
Пищеварение в толстом кишечнике	143
Особенности кишечного пищеварения у лошадей	143
Особенности кишечного пищеварения у свиней	144
Особенности пищеварения в желудке и кишечнике у кролика	144
Всасывание продуктов превращения питательных веществ и освобожденных веществ в пищеварительном аппарате	145
Дефекация. Аппарат дефекации	146
Особенности пищеварения у птиц	147
Регуляция деятельности органов пищеварения	155
Регуляция приема корма (155). Регуляция объема и состава пищеварительных соков, сократительной и всасывательной деятельности желудка и кишечника (155)	
Глава XIV. Обмен веществ и энергии. Терморегуляция	156
Обмен веществ и энергии	156
Общая характеристика обмена веществ и энергии	156
Обмен белков	157
Обмен жиров	159
Обмен углеводов	161
Обмен минеральных веществ	162
Роль макроэлементов (162). Роль микроэлементов (163)	
Обмен воды	164
Обмен витаминов	165
Жирорастворимые витамины (166). Водорастворимые витамины (166)	
Регуляция обмена белков, жиров, углеводов, минеральных веществ, витаминов и воды	168
Обмен энергии	169
Освобождение, превращение, распределение и использование энергии (169). Определение количественных параметров обмена энергии (170). Регуляция обмена энергии (170)	
Терморегуляция (теплообразование и теплоотдача)	171
Регуляция теплообразования и теплоотдачи	172
Глава XV. Система выделения	173
Почки и мочевыводящие пути	174
Почки	174
Нефрон (174). Моча (176). Регуляция деятельности почек (177)	
Мочевыводящие пути. Аппарат мочеиспускания	177
Глава XVI. Размножение. Развитие животных после рождения	178
Физиология мужской половой системы	179
Спермиогенез, определенное ритуальное половое поведение, половое влечение (либидо) (182)	

Физиология женской половой системы	183
Приспособление фолликуло- и овогенеза	187
Оплодотворение	188
Приспособление процесса оплодотворения к складывающимся условиям	189
Беременность	189
Регуляция поддержания беременности или механизма перестройки деятельности органов при беременности	192
Роды	193
Механизм возбуждения и регуляции родов	194
Развитие животных после рождения	195
Функциональные особенности организма животных в раннем постнатальном онтогенезе	196
Глава XVII. Система лактации	198
Общая характеристика системы лактации	198
Образование молока	199
Молочные железы	199
Рост и развитие молочных желез	200
Процесс образования молока	200
Фильтрация — абсорбция (201). Секретция специфических компонентов молока (201). Реабсорбция некоторого количества отдельных компонентов образовавшегося молока (202). Факторы, определяющие интенсивность образования молока (202)	
Молозиво, молоко	203
Регуляция молокообразования	204
Распределение, накопление и удержание образующегося молока в емкостной системе молочной железы	204
Молокоотдача, или периодическое выведение молока при доении и сосании	205
Регуляция молокоотдачи (205)	
Извлечение молока из цистерны молочных желез. Остаточное молоко	207
Глава XVIII. Поддержание оптимальной структурно-физиологической организации клеток тканей органов	209
Глава XIX. Физиология адаптационных процессов	211
Основные закономерности адаптации	212
Индивидуальная фенотипическая адаптация (212). Адаптация к физическим нагрузкам (214). Адаптация к гипоксии (214). Адаптация к холоду (215). Адаптация к высокой температуре (215). Адаптация пищеварительной системы (215). Видовая, популяционная адаптация (215)	
Глава XX. Природные факторы среды и реакции организма на их действие	215
Общая характеристика	215
Лучистая энергия Солнца (216). Ионизирующие излучения (216). Магнитное поле (218). Шум (219). Температура среды (219). Барометрическое давление (220). Воздушная среда (220)	
Глава XXI. Этология животных	221
Целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами	223
Инстинкт	225
Виды инстинктов (225). Свойства инстинктов (226)	
Приобретенные формы поведения на основе научения	226
Формы научения	227
Облигатное неассоциативное научение	227
Факультативное ассоциативное научение	228

Ассоциация (228). Когнитивное и произвольное научение (229). Перцептивное научение (229). Вероятностное научение (230). Научение инсайт (230)	
Детерминанты поведения. Составляющие поведения. Эмоции	230
Формы поведения	232
Пищевое поведение (232). Комфортное, гомеостатическое поведение (233). Пассивное или активное оборонительное поведение (233). Исследовательское поведение (234). Игровое поведение (234). Подражательное поведение (234). Экстраполяционное поведение (234). Поведение в экстремальных ситуациях (234). Поведение в критических ситуациях (235). Аномальное (ненормальное) поведение (235). Аутопрофилактика — предупреждение болезней, аутосанация — самолечение как формы поведения животных (235). Сон (236). Половое поведение (237). Родительское поведение (материнское и отцовское) (237). Типы социального поведения (238). Стадное поведение (238). Ритуальные формы поведения (239). Коммуникация между животными (240)	
Предметный указатель	243

Учебное издание

Лысов Виктор Федорович
Максимов Владимир Ильич

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ И ЭТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие для студентов высших учебных заведений

Художественный редактор *В. А. Чуракова*
Технический редактор *Н. Н. Зиновьева*
Компьютерная верстка *Т. Я. Белобородовой*
Иллюстрации подготовил *К. В. Максимов*
Корректоры *Л. И. Ключевская, В. Г. Лузгина*

Сдано в набор 23.09.03. Подписано в печать 22.03.04. Формат 60×88 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Ньютон. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,68 + 0,49 цв. вкл. Уч.-изд. л. 17,60. Изд. № 050.

Тираж 3000 экз. Заказ 0404300.

ООО «Издательство «КолосС», 101000, Москва, ул. Мясницкая, д. 17.
Почтовый адрес: 129090, Москва, Астраханский пер., д. 8.
Тел. (095) 280-99-86, тел./факс (095) 280-14-63, e-mail: koloss@koloss.ru,
наш сайт: www.koloss.ru

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных диапозитивов в ОАО «Ярославский полиграфкомбинат»
150049, Ярославль, ул. Свободы, 97.



ISBN 5-9532-0146-X



9 785953 201469